

Titel der Arbeit:

Untersuchungen zur Variabilität der Ausbildung hypodermaler Wasserspeichergewebe unter Berücksichtigung variegater Periklinalchimären

D i s s e r t a t i o n

zu Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum horticulrarum

(Dr. rer. hort.)

eingereicht an der

**Landwirtschaftlich-Gärtnerischen Fakultät
der Humboldt-Universität zu Berlin**

von

Dipl.-Ing. agr. Natalie Faßmann

25.11.1976

Präsident

der Humboldt-Universität zu Berlin

Prof. Dr. Dr. h.c. Christoph Marksches

Dekan der

Landwirtschaftlich-Gärtnerischen Fakultät

Prof. Dr. Dr. h.c. Otto Kaufmann

Gutachter:

1. Prof. Dr. Frank Pohlheim

2. Dr. Klaus Olbricht

3.

Tag der mündlichen Prüfung: 09.05.2008

Kurzfassung

Titel: Untersuchungen zur Variabilität der Ausbildung hypodermaler Wasserspeichergewebe unter Berücksichtigung variegater Periklinalchimären

Die Arbeit ist in drei Teile untergliedert: Die Struktur "Hypodermales Wasserspeichergewebe" wird unter anatomischen, ökomorphologischen und evolutionsbiologischen Gesichtspunkten betrachtet.

Die Anwesenheit eines farblosen Hypoderms erschwert bei der Musteranalyse variegater Periklinalchimären die Bestimmung der Konstitution der L2. Variegate Periklinalchimären mit Hypodermbildung verschiedener *Bromeliaceae*, von *Clusia major*, *Corynocarpus laevigatus*, *Crassula ovata*, *Hoya carnosa*, *Nerium oleander*, *Pandanus veitchii*, *Polyscias paniculata*, *Polyscias scutellaria*, *Schefflera arboricola* und *Strelitzia reginae* wurden auf die Möglichkeiten der Bestimmung der L2 hin untersucht. Es werden verschiedene Entstehungsformen von maskierenden Mustern und die noch nicht beschriebenen Ringzellen vorgestellt, die den Idiotyp der L2-bürtigen Schicht anzeigen können. Ringzellen sind die Zellen, die im Bereich der Schließzellen an den substomatären Interzellularraum grenzen. Sie bilden dabei einen Ring um die Schließzellen, der im Flächenschnitt zu erkennen ist.

Hypodermales Wasserspeichergewebe sind hauptsächlich bei tropischen Arten verbreitet. Die xeromorphe Struktur kommt sowohl bei den epiphytischen Bromelien als auch bei den hygromorphen Schattenpflanzen des tropischen Regenwaldes vor. Die beiden Selektionsfaktoren Trockenheit und Lichtintensität werden als mögliche Einflussfaktoren auf die Hypodermbildung diskutiert. Beispiele dafür, dass der Faktor Licht auch einen modifikativen Einfluss auf die Differenzierung der Hypodermzellen zu haben scheint, werden vorgestellt.

Die Struktur "Hypodermales Wasserspeichergewebe" ist sowohl bei Monokotylen als auch Dikotylen gleichermaßen verbreitet. Es wird daher vermutet, dass es sich um eine analoge Struktur handelt, die mehrmals voneinander unabhängig zu verschiedenen Zeiten bei verschiedenen Arten entstanden ist. Innerhalb einer Gruppe verwandter Arten wie den *Araliaceae* konnte sie mithilfe der Homologiekriterien als homolog eingestuft werden. Der Ursprung des Hypoderms wird zum Ende der Kreidezeit und zu Beginn des Tertiärs vermutet.

Schlüsselwörter:

analog, *Bromeliaceae*, *Clusia*, homolog, Hypoderm, Maske, Musteranalyse, *Nerium*, *Pandanus*, *Polyscias*, Ringzellen, *Schefflera*, *Strelitzia*, Variabilität, variegate Periklinalchimären, Wasserspeichergewebe, xeromorph

Abstract

Title: Studies on the variability of the development of hypodermal water storage tissues with regard to variegated periclinal chimeras

This paper contains three different issues: The structure "hypodermal water storage tissue" is considered from the anatomical, the ecomorphological and evolutionary aspect.

Because hypodermal layers are non-green, it is difficult to make a pattern analysis of variegated periclinal chimeras and to determine the constitution of L2. Variegated periclinal chimeras with hypodermal layers of different *Bromeliaceae*, *Clusia major*, *Corynocarpus laevigatus*, *Crassula ovata*, *Hoya carnosa*, *Nerium oleander*, *Pandanus veitchii*, *Polyscias paniculata*, *Polyscias scutellaria*, *Schefflera arboricola* and *Strelitzia reginae* were examined to the possibilities of determining L2. Different origins of masking patterns and the non-yet described ring cells are presented. Both structures are able to show the L2-genotype. Ring cells are those cells bordering the intercellular space near the stomata. In a cut parallel to the surface the ring built by ring cells is seen.

The hypodermal water storage tissue is mainly distributed among tropical species. The xeromorphic structure occurs both to the epiphytic bromeliads and to the hygromorphic shadow plants of the tropical rainforest. The environmental factors humidity and solar radiation are discussed as possible influences on the development of hypodermal layers. Examples for the apparent modifying influence of solar radiation on the development of hypodermal cells are presented.

The structure "hypodermal water storage tissue" occurs both to monocots and dicots. That indicates that it is an analogues structure and that it evolved several times independent of each other in different species. Among a group of nearly related species – as e.g. the *Araliaceae* are – it could be classified by the aid of the criteria of homology as a homologues structure. The origin of hypodermal water storage tissue is supposed to be at the end of Cretaceous and the beginning of Tertiary.

key words:

analogues, *Bromeliaceae*, *Clusia*, homologues, hypodermal water storage tissue, masking patterns, *Nerium*, *Pandanus*, pattern analysis, periclinal chimeras, *Polyscias*, ring cells, *Schefflera*, *Strelitzia*, variability, variegated, xeromorphic

Inhaltsverzeichnis

Kurzfassung.....	II
Abstract	III
Inhaltsverzeichnis.....	IV
Abkürzungsverzeichnis	XII
Teil I Einleitung & Problemstellung	1
1 Variegate Periklinalchimären	2
1.1 Tunica-Corpus-Konzept.....	2
1.2 Chimären.....	3
1.2.1 Ursprung und Definition von Chimären.....	3
1.2.2 Entstehung und Einteilung variegater Periklinalchimären	3
1.2.3 Bedeutung variegater Periklinalchimären.....	4
1.3 Musteranalyse von variegaten Periklinalchimären	4
1.3.1 Manteltheorie und Gewebemantel.....	4
1.3.2 Konstitutionsbestimmung der einzelnen Scheitelschichten.....	6
2 Das Hypoderm.....	7
2.1 Begriffsbestimmung.....	7
2.2 Das hypodermale Wasserspeichergewebe	7
2.3 "Peculiar chimeras"	8
2.3.1 Problematik der "peculiar chimeras"	8
2.3.2 Unmaskiertes Binnenfeld durch Anwesenheit eines farblosen Hypoderms.....	8
2.3.3 Unmaskiertes Binnenfeld durch Partnerinduktion.....	8
2.4 Musteranalyse bei Anwesenheit eines Hypoderms.....	10
2.4.1 Problematik.....	10
2.4.2 Ringzellen.....	10
2.4.3 Einbeziehung des Randmesophylls	11
2.4.4 Sekundärmuster	11
2.5 Abgrenzung zur multiseriäten Epidermis.....	11
2.5.1 Begriffsbestimmung	11
2.5.2 Musteranalyse bei Anwesenheit einer multiseriäten Epidermis	11
3 Das Hypoderm als xeromorphe Struktur	13
3.1 Adaptation.....	13
3.2 Xerophyten und xeromorphe Eigenschaften	13
3.3 Wasserspeichergewebe	14
4 Variabilität bei der Hypodermdifferenzierung	15
4.1 Genetische Variabilität und Modifikation.....	15
4.2 Variables Hypoderm	15

4.3 Eine Struktur in Entwicklung.....	16
4.4 Homologe oder analoge Strukturen	16
4.5 Bedeutung für die Züchtung	16
Teil II Material & Methoden	17
5 Material und Methoden	18
5.1 Untersuchte Pflanzenarten	18
5.1.1 Musterformen variegater Periklinalchimären	18
5.1.2 Herkunft des Pflanzenmaterials	22
5.2 Methoden	30
5.2.1 Anfertigung der Blattquerschnitte	30
5.2.2 Anfertigung der Flächenschnitte.....	30
5.2.3 Weitere verwendete Hilfsmittel	30
Teil III Ergebnisse	31
6 Scheinbar makulate Bereiche in unmaskierten Binnenfeldern.....	32
6.1 Einführung	32
6.2 <i>Schefflera arboricola</i> 'Gold Capella'.....	32
6.2.1 Blattmusterbeschreibung	32
6.2.2 Unmaskiertes Binnenfeld.....	32
6.2.3 Maskiertes Binnenfeld	33
6.2.4 Vergleich mit <i>Schefflera arboricola</i> 'Rising Sun'	33
6.3 <i>Schefflera arboricola</i> 'Gerda'	33
6.3.1 Blattmusterbeschreibung	33
6.3.2 Unmaskiertes Binnenfeld.....	34
6.3.3 Maskiertes Binnenfeld	34
6.4 <i>Polyscias scutellaria</i> 'Balfourii'	37
6.4.1 Blattmusterbeschreibung	37
6.4.2 Unmaskiertes Binnenfeld ohne L4-Beteiligung	37
6.4.3 Maskiertes Binnenfeld	37
6.4.4 Maskiertes Binnenfeld bei L4-Beteiligung.....	37
6.4.5 Keine Beteiligung von L1 am Blattaufbau	38
6.5 <i>Polyscias paniculata</i> 'Variegata'	38
6.5.1 Blattmusterbeschreibung	38
6.5.2 Unmaskiertes Binnenfeld.....	38
6.5.3 Maskiertes Binnenfeld	39
6.5.4 Grün erscheinendes Binnenfeld.....	39
6.5.5 Modifikation durch Lichtintensität	39
6.6 <i>Corynocarpus laevigatus</i> 'Judandra'.....	44

6.6.1 Blattmusterbeschreibung	44
6.6.2 Unmaskiertes Binnenfeld.....	44
6.6.3 Musteranalyse.....	44
6.6.4 Maskiertes Binnenfeld.....	45
6.6.5 Ergrünende chlorophylldefekte Zellen	45
6.7 <i>Clusia major</i> 'Variegata'.....	46
6.7.1 Blattmusterbeschreibung	46
6.7.2 Unmaskiertes Binnenfeld.....	46
6.7.3 Musteranalyse.....	46
6.7.4 Maskiertes Binnenfeld.....	47
6.8 <i>Crassula ovata</i> (Weißkernform)	50
6.8.1 Blattmusterbeschreibung	50
6.8.2 Unmaskiertes Binnenfeld.....	50
6.8.3 Musteranalyse.....	50
6.8.4 Maskiertes Binnenfeld.....	51
6.9 Verschiedene Formen der Maskierung von unmaskierten Binnenfeldern	54
6.9.1 Perikline Teilungen der hypodermbildenden Schicht.....	54
6.9.2 Grüne Zellen anstelle des Hypoderms	54
6.9.3 Maskierung durch ergrünende chlorophylldefekte Zellen.....	55
6.9.4 Maskierung bei L4-Beteiligung.....	55
6.9.5 Definition Maske und Sekundärmuster	55
6.10 Ergrünen von Zellen.....	57
6.10.1 Ergrünen chlorophyllintakter Zellen.....	57
6.10.2 Ergrünen chlorophylldefekter Zellen.....	57
7 Vergleichende Musteranalyse für zwei "peculiar chimeras"	58
7.1 Einführung	58
7.2 <i>Strelitzia reginae</i>	58
7.2.1 Blattmusterbeschreibung	58
7.2.2 Unmaskierte Felder.....	58
7.2.3 Musteranalyse.....	58
7.3 <i>Pandanus veitchii</i>	64
7.3.1 Blattmusterbeschreibung	64
7.3.2 Unmaskiertes Binnenfeld.....	64
7.3.3 Musteranalyse.....	64
8 Ringzellen.....	70
8.1 Einführung	70
8.2 <i>Bromeliaceae</i>	70

8.2.1 Blattmusterbeschreibung	70
8.2.2 Grüne Form am Beispiel von <i>Billbergia nutans</i>	70
8.2.3 Weißkernform am Beispiel von <i>Nidularium innocentii</i> var. <i>lineatum</i>	71
8.2.4 Weißrandform am Beispiel von <i>Aechmea spec.</i>	71
8.3 <i>Tradescantia spathacea</i>	74
8.3.1 Blattmusterbeschreibung	74
8.3.2 <i>Tradescantia spathacea</i> 'Variegata'	74
8.3.3 <i>Tradescantia spathacea</i> 'Tricolor'	74
8.4 <i>Hoya carnosa</i>	77
8.4.1 Blattmusterbeschreibung	77
8.4.2 <i>Hoya carnosa</i> (Grüne Form)	77
8.4.3 <i>Hoya carnosa</i> 'Tricolor' (Weißkernform)	77
8.4.4 <i>Hoya carnosa</i> (Weißrandform).....	78
8.5 <i>Marantaceae</i>	78
8.5.1 Blattmusterbeschreibung	78
8.5.2 <i>Maranta leuconeura</i> 'Kerchoviana'	79
8.5.3 <i>Ctenanthe burle-marxii</i>	79
8.5.4 Differenzierungsmuster bei den <i>Marantaceae</i>	79
8.6 <i>Strelitzia reginae</i>	79
8.7 <i>Nerium oleander</i>	82
8.7.1 Blattmusterbeschreibung	82
8.7.2 <i>Nerium oleander</i> (Grüne Form).....	82
8.7.3 <i>Nerium oleander</i> (Weißkernform).....	82
8.7.4 <i>Nerium oleander</i> (Weißrandform).....	83
8.8 Verschiedene Ausprägungen der Ringzellen	83
8.8.1 Der substomatäre Interzellularraum	83
8.8.2 Mesophyllartige Ringzellen.....	83
8.8.3 Hypodermale Ringzellen	86
8.8.4 Sonderform bei <i>Nerium oleander</i>	86
8.9 Bedeutung der Ringzellen für die Musteranalyse	86
8.9.1 Variables Merkmal	86
8.9.2 Präparationstechnik	87
9 Hypodermähnliche Zellen	88
9.1 Einführung	88
9.2 <i>Hoya carnosa</i>	88
9.3 <i>Polyscias scutellaria</i> und <i>Polyscias paniculata</i>	88
9.4 <i>Corynocarpus laevigatus</i>	89

9.5 <i>×Fatshedera lizei</i>	89
9.5.1 Grüne Form.....	89
9.5.2 Weißrandform.....	89
9.6 <i>Hedera colchica</i>	89
9.7 <i>Senecio macroglossus</i>	92
9.7.1 Grüne Form.....	92
9.7.2 Weißrandform.....	92
9.8 <i>Schlumbergera spec.</i> und <i>Rhipsalidopsis gaertneri</i>	92
9.9 <i>Ceropegia linearis</i> ssp. <i>woodii</i>	92
9.10 <i>Ilex ×meserveae</i> 'Blue Angel'	93
9.11 Untersuchungen an jungen Blättern	93
9.12 Hypodermähnliche Zellen.....	96
9.12.1 Chloroplasten.....	96
9.12.2 Abkunft.....	96
9.12.3 Abgrenzung der hypodermähnlichen Zellen von den Hypodermzellen	97
9.12.4 Hypodermähnliche Zellen als Vorläufer der hypodermalen Zellen?.....	97
10 Untersuchungen an verwandten Arten	98
10.1 Einführung	98
10.2 Gattung <i>Ilex</i>	98
10.2.1 Untersuchte Arten.....	98
10.2.2 Verschiedene Ausprägungen von L1- und L2-bürtiger Schicht	99
10.3 Gattung <i>Tradescantia</i>	102
10.3.1 <i>Tradescantia spathacea</i>	102
10.3.2 <i>Tradescantia zanonii</i> 'Mexican Flag'	102
10.3.3 Weitere <i>Tradescantia</i> -Arten	102
10.3.4 Verschiedene Ausprägungen des Wasserspeichergewebes	103
10.4 Familie <i>Araliaceae</i>	103
10.4.1 Gattung <i>Schefflera</i>	103
10.4.2 Weitere untersuchte Arten	104
10.4.3 Verschiedene Ausprägungen der L2-bürtigen Schicht	104
10.5 Familie <i>Crassulaceae</i>	105
10.5.1 Gattung <i>Crassula</i>	105
10.5.2 Gattung <i>Sedum</i>	106
10.5.3 Verschiedene Ausbildung des Wasserspeichergewebes.....	106
10.6 Gattung <i>Ficus</i>	107
10.6.1 Untersuchte Arten.....	107
10.6.2 Verschiedene Ausbildung der L1-bürtigen multiseriaten Epidermis.....	108

10.7 Verschiedene Formen der Wassergewebebildung bei verwandten Arten.....	108
11 Lebensformen und ihre Anpassungserscheinungen	111
11.1 Einführung	111
11.2 Epiphyten	111
11.2.1 Epiphytische Bromelien.....	111
11.2.2 Epiphytische Orchideen.....	112
11.2.3 Epiphytische Gliederkakteen.....	112
11.3 Hemiepiphyten und Baumwürger	112
11.3.1 <i>Ficus</i> -Arten.....	112
11.3.2 <i>Clusia major</i>	113
11.3.3 <i>Araceae</i>	113
11.4 Schattenpflanzen im Tropischen Regenwald	113
11.4.1 <i>Marantaceae</i>	113
11.4.2 <i>Tradescantia</i> -Arten.....	113
11.4.3 <i>Peperomia</i> -Arten	114
11.5 Hartlaubgewächse	114
11.5.1 <i>Nerium oleander</i>	114
11.5.2 <i>Olea europaea</i>	114
11.6 Andere xeromorphe Anpassungsstrukturen	114
11.6.1 Stützzellen und Sklereiden	114
11.6.2 Schutzeinrichtungen gegen Verdunstung	115
11.6.3 Inneres Wassergewebe.....	115
11.6.4 Einschichtige Epidermis als Wasserspeicher (Uniseriat)	115
Teil IV Diskussion.....	118
12 Bestimmungskriterien für die Musteranalyse der L2-bürtigen Schicht.....	119
12.1 Farblose und chlorophylldefekte Zellen.....	119
12.2 Maskierung und Sekundärmuster.....	119
12.3 Ringzellen	120
12.3.1 Hypodermringe und Ringzellen.....	120
12.3.2 Definition der Ringzellen	122
12.3.3 Bedeutung der Ringzellen für die Musteranalyse.....	123
12.4 Hypodermzellen junger Blätter	123
12.5 Besonderheiten der Blattanatomie	123
12.6 Bestimmung der L2 mithilfe eines Flussdiagramms.....	123
12.7 "Peculiar chimeras".....	126
12.8 Besonderheiten der Musterbildung bei Monokotylen.....	126
12.8.1 Sekundärmuster bei Monokotylen.....	126

12.8.2 Besonderheiten bei den <i>Poaceae</i>	127
13 Das hypodermale Wasserspeichergewebe als variable Struktur	129
13.1 Mehrschichtigkeit.....	129
13.2 Unvollständig differenziertes Hypoderm	129
13.3 Hypodermähnliche Zellen.....	130
13.4 Kombination von Hypoderm und multiseriater Epidermis	130
13.5 Genetisch bedingte Variabilität und Modifikation.....	131
13.5.1 Genetisch bedingte Variabilität	131
13.5.2 Modifikation	132
13.5.3 Züchterische Aspekte.....	132
14 Hauptverbreitungsgebiete von Pflanzenarten mit Hypoderm	133
14.1 Ökologische Amplitude eines wasserspeichernden Hypoderms.....	133
14.2 Einflussfaktor Trockenheit.....	133
14.2.1 Tropischer Regenwald.....	133
14.2.2 Wechselfeuchte Tropen	135
14.2.3 Mediterrane Subtropen	135
14.2.4 Laurale Subtropen.....	135
14.3 Einflussfaktor Lichtintensität.....	136
14.3.1 Sonnenblätter mit einem mehrschichtigen Hypoderm.....	136
14.3.2 Schattenblätter mit einem variablen Hypoderm	137
14.4 Xeromorph oder hygromorph	137
14.5 Xeromorph oder skleromorph	138
15 Homologe und analoge Strukturen.....	139
15.1 Homologiekriterien	139
15.2 Beurteilung der Struktur "Hypoderm" mithilfe der Homologiekriterien	139
15.2.1 Kriterium der Lage	139
15.2.2 Kriterium der speziellen Qualität.....	139
15.2.3 Kriterium der Kontinuität	140
15.2.4 Hilfskriterien.....	140
15.2.5 Homolog oder analog	140
15.3 Beurteilung der Struktur "Multiseriate Epidermis" mithilfe der Homologiekriterien.....	141
15.3.1 Kriterium der Lage	141
15.3.2 Kriterium der speziellen Qualität.....	141
15.3.3 Kriterium der Kontinuität	141
15.3.4 Hilfskriterien.....	142
15.3.5 Die multiseriate Epidermis als analoge Struktur zum Hypoderm	142
15.4 Homologe Reihen für die Struktur "Hypoderm".....	142

15.4.1 Homologe Reihe für die <i>Araliaceae</i>	142
15.4.2 Allgemeine Entwicklungsreihe für die Struktur "Hypoderm"	144
15.4.3 Eine Struktur in Entwicklung	144
15.5 Bedeutung der homologen Reihen	144
15.6 Mögliche Auslöser für die Entwicklung eines Hypoderms	145
15.6.1 Die Evolution der Blätter	145
15.6.2 Klimatische Faktoren	146
15.6.3 Molekulare Phylogenetik	146
Teil V Zusammenfassung	149
16 Zusammenfassung	150
Teil VI Anhang	153
Abbildungsverzeichnis	154
Tabellenverzeichnis	160
Literaturverzeichnis	161
Selbständigkeitserklärung	168
Danksagung	169

Abkürzungsverzeichnis

CAM	Crassulaceae Acid Metabolism = Crassulaceen-Säurestoffwechsel
CO ₂	Kohlenstoffdioxid
cult.	Gartenherkunft (nach Ehrhardt et al., 2002)
G	Grün
IOB	Indian Ocean Bassin (vgl. Plunkett et al., 2004a)
KNOX	knotted-like homeobox (vgl. Cronk, 2001)
L1 ... L4	Layer; Bezeichnung für die Scheitelschichten (nach Satina & Blakeslee, 1941)
Mio.	Millionen
W	Weiß bzw. Chlorophylldefekt
WK	Weißkernform
WR	Weißrandform

Teil I Einleitung & Problemstellung

1 Variegata Periklinalchimären

1.1 Tunica-Corpus-Konzept

Nach dem Tunica-Corpus-Konzept (SCHMIDT, 1924; BUDER, 1928) besteht das Apikalmeristem der Angiospermen aus zwei Gewebezonen, dem Corpus und der Tunica, die sich durch ihre verschiedenen Zellteilungsrichtungen voneinander unterscheiden. Die Zellen des Corpus teilen sich sowohl periklin als auch antiklin und tragen zum räumlichen Wachstum bei. Das Corpus wird mantelartig von einer ein- bis mehrschichtigen Tunica umgeben, deren Zellschichten sich antiklin teilen und zum Flächenwachstum beitragen. Jede dieser Zellschichten besitzt separate Initialzellen (ESAU, 1969; TILNEY-BASSETT, 1986).

Die Schichten im Sprossscheitel werden mit L für Layer bezeichnet. Die äußere Schicht erhält die Nummer 1, jede weitere nach innen gehende Schicht wird fortlaufend nummeriert. Für einen dreischichtigen Scheitel bedeutet das: L1 ist die äußere Tunica-Schicht, L2 die innere Tunica-Schicht und L3 das Corpus (SATINA & BLAKESLEE, 1941). Nur wenige Gymnospermen besitzen einen Sprossscheitel mit einer unabhängigen, sich antiklin teilenden Tunica-Schicht. Bei den meisten Gymnospermen teilt sich die äußerste Tunica-Schicht auch periklin, so dass das Tunica-Corpus-Konzept nur bei wenigen anwendbar ist (vgl. POHLHEIM, 1971). Die meisten Monokotylen, einige Dikotyle und wenige Gymnospermen besitzen einen zweischichtigen Scheitel, bestehend aus dem Corpus und einer Tunica-Schicht. Die meisten Dikotylen und einige Monokotyle haben einen dreischichtigen Scheitel bestehend aus dem Corpus und zwei Tunica-Schichten (SITTE et al., 1991). In Einzelfällen können bei Dikotylen (bspw. *Schefflera arboricola*) und Monokotylen (bspw. *Dracaena deremensis*) auch vier Schichten am Blattaufbau beteiligt sein (POHLHEIM, 1982; RASHID, 1993).

Von der Lage der Initialzellen in einer der Scheitelschichten kann nur bedingt auf die spätere Differenzierung ihrer Zelllinien im Blatt geschlossen werden. Aus der äußeren Tunica-Schicht, L1, geht in der Regel die Epidermis hervor. Die äußere Tunica-Schicht wird daher auch als Protoderm bezeichnet. L2-bürtige Zellen bilden bei Dikotylen das subepidermale Palisadenparenchym und Schwammparenchym an der Blattober- und -unterseite und im Randbereich des Blattes aus. Von L3 stammen die inneren Mesophyllschichten ab. Die inneren Tunica-Schichten und das Corpus bilden neben dem Mesophyll auch das Leitgewebe, wobei es artspezifisch verschieden sein kann, von welcher der Scheitelschichten das Leitgewebe abstammt (BURK et al., 1964; ESAU, 1969; SUD & DENGLER, 2000; MARCOTRIGIANO, 2001).

1.2 Chimären

1.2.1 Ursprung und Definition von Chimären

WINKLER (1907) nannte seine Pfropfbastarde, die bei einer Veredlung von *Lycopersicon esculentum* Mill. und *Solanum nigrum* L. aus dem Wundkallus entstanden waren, in Anlehnung an die Mischwesen der griechischen Mythologie Chimären. Die Pfropfchimären bestanden aus zwei genetisch verschiedenen Geweben, nämlich von *Lycopersicon* und *Solanum*. In der Chimärenforschung spielen Pfropfchimären auch gegenwärtig eine Rolle (WEGNER, 1998; ZHOU et al., 2002; HANSEN, 2005).

Es wird immer dann von chimärischen Pflanzen gesprochen, wenn diese in ihrem Sprossscheitel zwei oder mehr genetisch verschiedene Gewebe aufweisen. Aufgrund der Unabhängigkeit der einzelnen Scheitelschichten können durch spontane oder induzierte Mutationen Chimären entstehen. Ist nur ein Bereich einer oder mehrerer Schichten mutiert, liegt eine Meriklinalchimäre vor. Sind dagegen einzelne Sektoren des Sprossscheitels betroffen, spricht man von einer Sektorialchimäre. Betrifft die Mutation eine gesamte Zellschicht, spricht man von einer Periklinalchimäre. Aus Meriklinal- und Sektorialchimären können Periklinalchimären entstehen. Die Gewebeschichten können sich in ihrem Ploidiegrad und/oder in ihrer Fähigkeit zur Chlorophyll- oder Farbstoffsynthese unterscheiden (TILNEY-BASSETT, 1986; MARCOTRIGIANO, 2001).

1.2.2 Entstehung und Einteilung variegater Periklinalchimären

Nach einer spontanen oder induzierten Plastidenmutation werden bei der Zellteilung die chlorophylldefekten und die grünen Plastiden zufällig auf die Tochterzellen verteilt. Die Entmischung ist meist nach mehreren Zellteilungen abgeschlossen. Es entstehen Zellen mit ausschließlich chlorophylldefekten oder grünen Plastiden, die sich ihrerseits teilen und chlorophylldefekte bzw. grüne Zellen hervorbringen. Makroskopisch ist auf den Blättern dikotyler Pflanzen ein feines Mosaik und auf denen monokotyler Pflanzen eine feine Streifung sichtbar. Nach weiteren Teilungen entsteht daraus ein grobes Muster, das schließlich zu variegaten Periklinalsprossen führt. Diese können vegetativ vermehrt werden (STEWART & DERMEN, 1970; TILNEY-BASSETT, 1986; POETHIG, 1987; BIELE, 1992; TIAN & MARCOTRIGIANO, 1993; MARCOTRIGIANO, 1997, 2001; HAGEMANN, 1999).

Eine Chlorophylldefektmutation kann nicht nur die Plastiden-DNA, sondern auch die Kern-DNA betreffen. In diesem Fall entstehen sofort rein grüne und rein chlorophylldefekte Zellen, die ihrerseits grüne und chlorophylldefekte Zellen hervorbringen (KIRK & TILNEY-BASSETT, 1967; HAGEMANN, 1999).

Variegated Periklinalchimären mit einem dreischichtigen Scheitel werden nach der Lage der mutierten Schicht in Monekto-, Diekto- und Mesochimären eingeteilt. Monektochimären können die Scheitelkonstitution GWW (grün-weiß-weiß) oder WGG (weiß-grün-grün) haben, wobei die letztere makroskopisch schwer von einer normalgrünen Form unterschieden werden kann. Diektochimären besitzen zwei genetisch gleiche Tunica-Schichten: GGW (grün-grün-weiß) oder WWG (weiß-weiß-grün). Mesochimären weisen eine so genannte Sandwich-Struktur auf: GWG (grün-weiß-grün) oder WGW (weiß-grün-weiß), wobei letztere seltener auftritt (TILNEY-BASSETT, 1986). Variegated Periklinalchimären werden nach Lage der mutierten Schicht auch als Weißrandchimären (WWG, GWG) oder Weißkernchimären (GGW, WGW) bezeichnet.

1.2.3 Bedeutung variegater Periklinalchimären

Mithilfe von variegated Periklinalchimären ist es möglich, die Derivate der Sprossscheitelschichten in den verschiedenen Pflanzenorganen zu verfolgen (STEWART & DERMEN, 1975; SZYMKOWIAK & SUSSEX, 1996). Aufgrund des Chlorophylldefektes einzelner Zellschichten können deren Derivate auch in wachsenden und erwachsenen Organen, insbesondere Blättern, gut beobachtet und untersucht werden. Das erlaubt einen noch genaueren Einblick in die Beteiligung der Gewebe des Sprossscheitels an der Entwicklungsgeschichte (Histogenese) von Blättern, Blüten und Früchten (STEWART & BURK, 1970; STEWART et al., 1974; BERGANN & BERGANN, 1983a, b; POHLHEIM, 1984; TILNEY-BASSETT, 1986; MARCOTRIGIANO & MORGAN, 1988; WEGNER, 1998; MARCOTRIGIANO, 2001). Auch Untersuchungen zur Pflanzenphysiologie, wie die Erforschung der Chloroplasten, werden durch das Vorhandensein variegater Pflanzen erleichtert (KIRK & TILNEY-BASSETT, 1967; LO GULLO et al., 2007).

Doch nicht nur in der Grundlagenforschung sind variegated Periklinalchimären relevant. Auch im Zierpflanzenbereich werden stabile Weißrand- oder Weißkernformen sowie chimärische Blütenmuster nachgefragt und gebraucht (PLASCHIL, 1997; OLBRICHT, 1998; GRIEGER, 2007).

1.3 Musteranalyse von variegated Periklinalchimären

1.3.1 Manteltheorie und Gewebemantel

Die von den Scheitelschichten abstammenden Zellschichten ziehen sich als Gewebemantel um das Blatt herum. Abb. 1-1 und Abb. 1-2 zeigen die Gewebeverteilung bei einem Weißkernblatt (Abb. 1-1) und bei einem Weißrandblatt (Abb. 1-2). So wird die Epidermis auf der Blattober- und -unterseite von L1-bürtigen Zellen gebildet. Die L2-bürtige Subepidermale liegt in der Blattmitte in der Regel einschichtig über und unter dem L3-bürtigen Mesophyll. So wird das Binnenfeld des Blattes maskiert. Während der Blattentwicklung beteiligt sich L2 auch an der Bildung des Randmesophylls, so dass auch hier L2-bürtige Zellen zu liegen kommen (BERGANN & BERGANN, 1983a, b; MARCOTRIGIANO, 2001).

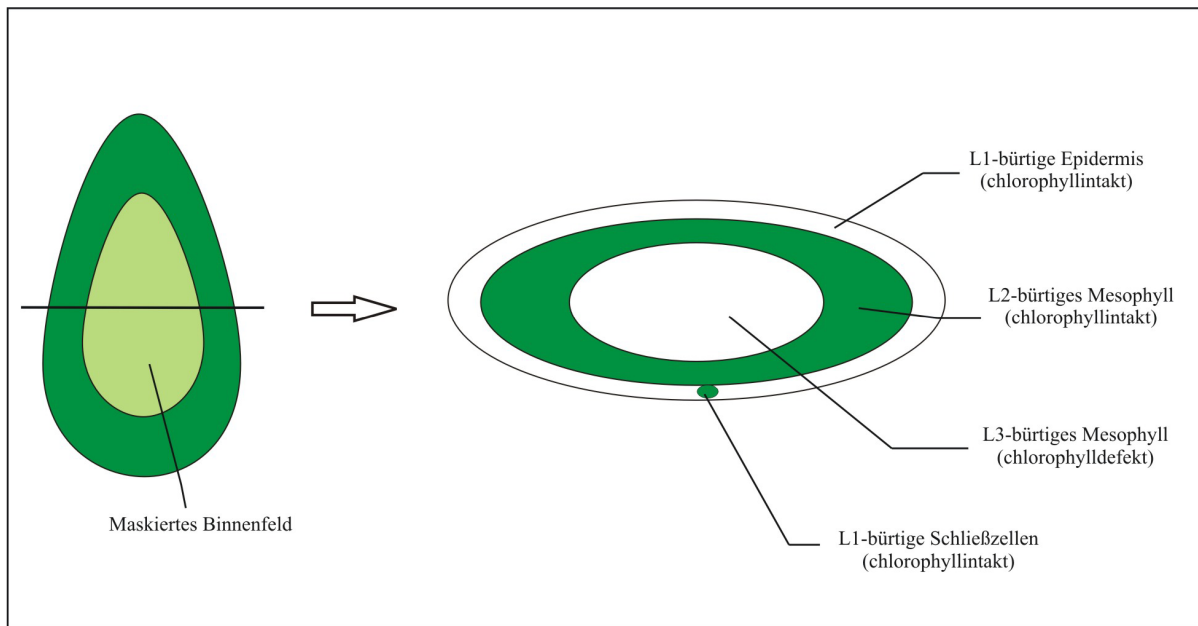


Abb. 1-1: Schematische Darstellung eines Weißkernblattes (Grün-Grün-Weiß) als Aufsicht (links) und im Querschnitt (rechts) mit dem phänotypischen Erscheinungsbild der Schichten.

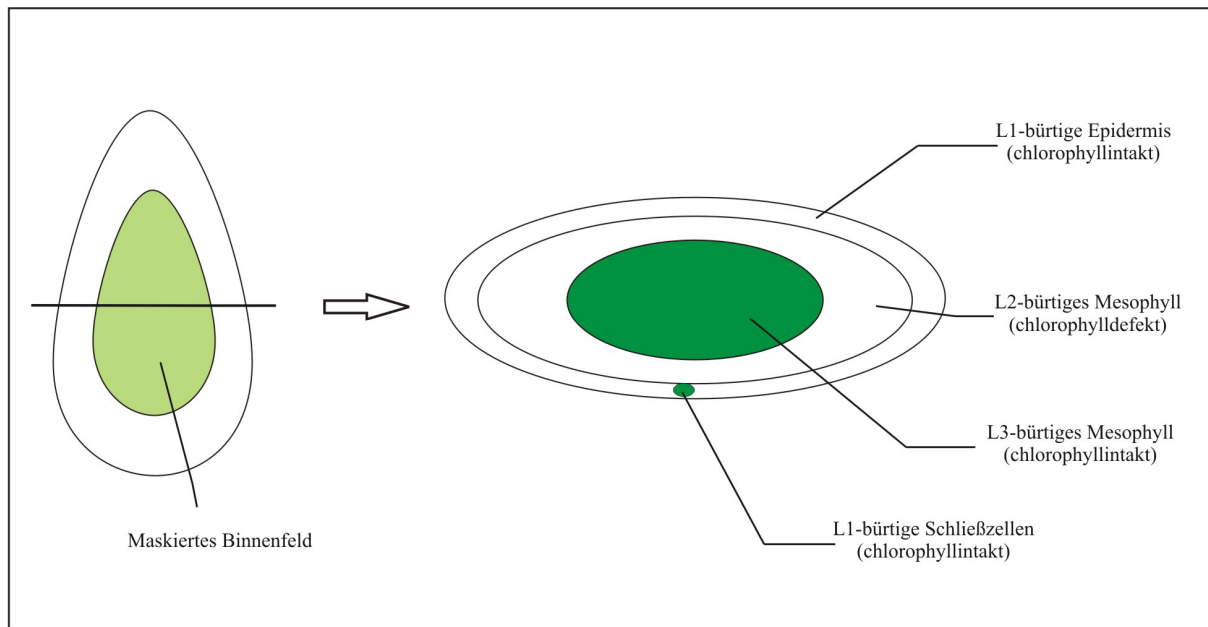


Abb. 1-2: Schematische Darstellung eines Weißrandblattes (Grün-Weiß-Grün) als Aufsicht (links) und im Querschnitt (rechts) mit dem phänotypischen Erscheinungsbild der Schichten.

1.3.2 Konstitutionsbestimmung der einzelnen Scheitelschichten

Epidermiszellen sind bei den meisten Angiospermen farblos. Hier kann der Genotyp der L1 nicht abgelesen werden. In den Schließzellen werden jedoch Plastiden ausgebildet, so dass dies ein Zelltyp ist, der die Konstitution der L1 anzeigt. Chloroplasten zeigen an, dass die L1-bürtige Epidermis genotypisch grün ist, weiße oder gelbliche Plastiden dagegen, dass sie genotypisch chlorophylldefekt ist. Der genetische Status der Plastiden in den Schließzellen ist oft nicht eindeutig zu erkennen, so dass auf eine indirekte Bestimmung zurückgegriffen werden kann. Flecken anderer Farbe am Blattrand deuten auf eine lokale L1-Beteiligung am Mesophyll hin. Diese subepidermalen Flecken haben Kontakt zur Epidermis und zeigen den Genotyp der L1 an, wenn man davon ausgeht, dass sie von L1 abstammen (BERGANN & BERGANN, 1983a; TILNEY-BASSETT, 1986; BIELE, 1992; WEGNER, 1998).

L2-bürtige Zellen befinden sich als Palisaden- und Schwammparenchym direkt unterhalb der Epidermis, in der Subepidermalen. Enthalten diese Zellschichten Chloroplasten, ist die L2 als genetisch grün einzustufen. Im Randmesophyll kann die Konstitution der L2 aufgrund der Blattformentwicklung ebenfalls abgelesen werden (BERGANN & BERGANN, 1983a; TILNEY-BASSETT, 1986; MARCOTRIGIANO & BERNATZKY, 1995).

Das Binnenmesophyll innerhalb der beiden Subepidermalen im Zentrum des Blattes stammt von L3 ab. Seine Plastiden zeigen den Genotyp der L3 an. Da auch die Adventivknospen von L3-Gewebe gebildet werden, können Wurzelstecklinge zur Auswertung herangezogen werden (ESAU, 1969; BERGANN & BERGANN, 1983a; TILNEY-BASSETT, 1986).

2 Das Hypoderm

2.1 Begriffsbestimmung

Der Begriff Hypoderm leitet sich von dem griechischen *hypoderma* für Unterhaut ab. Es bezeichnet ein subepidermales Gewebe, das sich in Form und Funktion von dem darunter liegenden Mesophyll unterscheidet (ESAU, 1969; NAPP-ZINN, 1973; TROLL, 1973; FAHN & CUTLER, 1992; THROM, 1993). Am bekanntesten ist der Begriff Hypoderm in Zusammenhang mit den Blättern der Gymnospermen. Bei *Pinus nigra* ssp. *nigra* Arnold (früher: *P. n. var. austriaca* (Höss) Badoux) und *Abies alba* Mill. entstehen die sklerenchymatischen Hypodermzellen durch perikline Teilungen der protodermalen Gewebeschicht. Sie können auch – wie bei *Cryptomeria japonica* D. Don – durch die periklinen Teilungen der unter der Oberfläche gelegenen Zellen entstehen (NAPP-ZINN, 1966).

In Angiospermenblättern stammen die Hypodermzellen nicht vom Protoderm, sondern von der subprotodermalen Schicht ab. Hypodermale Schichten sind als subepidermales Rindengewebe der Sprossachse, als sekundäres Abschlussgewebe, Festigungs- und Stützgewebe oder Wasserspeichergewebe in den Blättern ausgebildet. In einigen Fällen wird auch die Exodermis der Wurzel als Hypoderm bezeichnet (PFITZER, 1872; ESAU, 1969; NAPP-ZINN, 1973; TROLL, 1973; BERGANN & BERGANN, 1983a, b; THROM, 1993).

Bei den Hypodermformen von Gymnospermen- und Angiospermenblättern muss also eine Unterscheidung hinsichtlich ihrer histogenetischen Abkunft getroffen werden. Die histologische Ausprägung des Hypoderms ist bei den Gymnospermen auf sklerenchymatische Gewebe beschränkt, wohingegen das Hypoderm der Angiospermenblätter mannigfaltig ausgeprägt sein kann (NAPP-ZINN, 1973).

2.2 Das hypodermale Wasserspeichergewebe

Das hypodermale Wasserspeichergewebe besteht aus großen, epidermisähnlichen, chlorophyllfreien Zellen, die unterhalb der Epidermis liegen. Die wassergefüllten Vakuolen dienen als Wasserspeicher. Das Hypoderm ist L2-, in einigen Fällen auch L3-bürtig. Es kann ein- bis mehrschichtig an der Blattoberseite und an der Blattunterseite liegen (PFITZER, 1872; GUTTENBERG, 1966; NAPP-ZINN, 1973; BERGANN & BERGANN, 1983b; KAUSSMANN & SCHIEWER, 1989; RASHID, 1993; THROM, 1993).

Im Folgenden wird der Begriff Hypoderm ausschließlich für das subepidermale Wasserspeichergewebe verwendet. Um Verwechslungen zu vermeiden, werden die Zellen oder Zellreihen, die unterhalb der Epidermis liegen und kein hypodermale Wasserspeichergewebe sind, als Subepidermale oder subepidermal bezeichnet.

2.3 "Peculiar chimeras"

2.3.1 Problematik der "peculiar chimeras"

Anfang des 20. Jahrhunderts wurden erstmals variegated Periklinalchimären untersucht, die nicht in das Schema des Gewebemantelkonzepts passten. So wird bei Weißkernformen von *Elaeagnus pungens* Thunb. 'Aureo-variegata' und *Euonymus japonicus* Thunb. 'Mediopictus' das chlorophylldefekte Binnenfeld auf der Blattoberseite nicht von einer grünen Gewebeschicht, sondern von einer farblosen bzw. chlorophylldefekten Schicht überdeckt. Das chlorophylldefekte Binnenfeld ist unmaskiert. KÜSTER (1927, 1937) meinte, dass diese vom Mantelkonzept abweichenden chimärischen Formen keinen periklinalchimärischen Charakter haben, sondern durch eine Verdrängung der äußeren durch die innere Mesophyllschicht aklinal sind. CHITTENDEN (1927) erkannte den periklinalchimärischen Charakter und nannte sie "peculiar chimeras". IMAI (1934, 1935) nahm an, dass die atypischen weißen Zellen durch toxische Substanzen in den darunterliegenden chlorophylldefekten Zellen hervorgerufen werden. RISCHKOW (1936) erkannte bei Untersuchungen an *Elaeagnus pungens*, dass die farblose Zellreihe auch in grünen Blättern nicht durch perikline Teilungen von L1 abstammen kann, sondern von der subepidermalen Schicht gebildet wird.

2.3.2 Unmaskiertes Binnenfeld durch Anwesenheit eines farblosen Hypoderms

Erst BERGANN & BERGANN (1983b) konnten Licht hinter eine Gruppe der "peculiar chimeras" bringen. Bei einigen Weißkernformen mit unmaskiertem Binnenfeld wie *Elaeagnus pungens* (GGW) liegt unterhalb der oberen Epidermis ein farbloses Wassergewebe, das L2-bürtig ist. Es ist genotypisch grün, aber phänotypisch farblos, da es keine Chloroplasten enthält (siehe schematische Darstellung in Abb. 2-1).

So konnten die "peculiar chimeras" mit einem farblosen hypodermalen Wassergewebe zu den variegated Periklinalchimären geführt werden. Aufgrund des farblosen Hypoderms tritt das darunterliegende chlorophylldefekte Mesophyll unmaskiert hervor.

2.3.3 Unmaskiertes Binnenfeld durch Partnerinduktion

Eine zweite Gruppe der "peculiar chimeras", zu der u. a. die Weißkernform *Euonymus japonicus* 'Mediopictus' (GGW) zählt, erhält ihr unmaskiertes Binnenfeld nicht durch die Anwesenheit eines farblosen Hypoderms. Es liegt ein Fall von Partnerinduktion vor. Die grünen Zellen der L2-bürtigen Mesophyllschicht bleichen durch den Kontakt mit den chlorophylldefekten Zellen der L3-bürtigen Schicht aus, so dass sie im Bereich des chlorophylldefekten Binnenmesophylls weiß erscheinen (siehe schematische Darstellung in Abb. 2-2). Erkennbar ist dieser Typ unmaskierter Binnenfelder an seinen fließenden Übergängen zwischen hellem Binnenfeld und grünem Rand (POHLHEIM, 1984). IMAI (1934, 1935) hatte mit seiner Vermutung des Einflusses der chlorophylldefekten Zellen auf die grünen Zellen Recht.

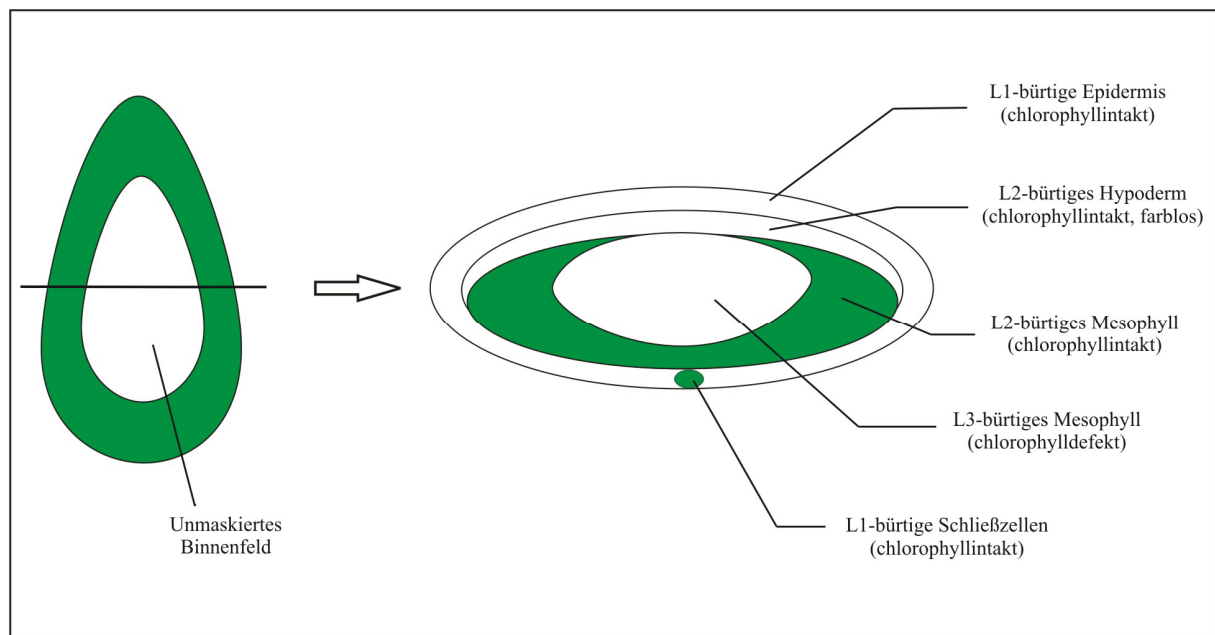


Abb. 2-1: Schematische Darstellung eines Weißkernblattes (Grün-Grün-Weiß) mit einem durch ein Hypoderm unmaskiertem Binnenfeld als Aufsicht (links) und als Querschnitt (rechts) mit dem phänotypischen Erscheinungsbild der Gewebe.

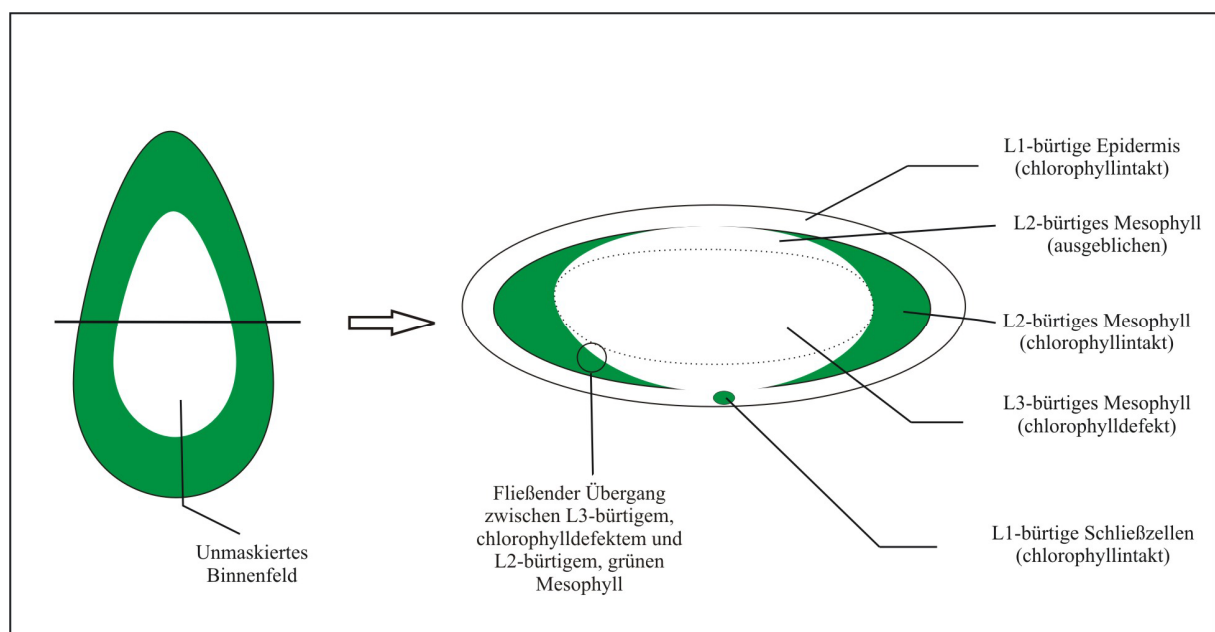


Abb. 2-2: Schematische Darstellung eines Weißkernblattes (Grün-Grün-Weiß) mit einem durch Partnerinduktion unmaskiertem Binnenfeld als Aufsicht (links) und als Querschnitt (rechts) mit dem phänotypischen Erscheinungsbild der Gewebe.

2.4 Musteranalyse bei Anwesenheit eines Hypoderms

2.4.1 Problematik

Wie in Kap. 1.2.3 dargelegt, können mithilfe der variegaten Periklinalchimären die Zelllinien der Scheitelschichten im Blattgewebe verfolgt werden (MARCOTRIGIANO, 2001). Befindet sich jedoch im Blatt ein farbloses, hypodermales Wasserspeichergewebe, ist nicht erkennbar, ob es sich um eine grüne oder eine chlorophylldefekte Schicht handelt. Die Zelllinien können nicht anhand der Färbung der Plastiden einer bestimmten Scheitelschicht zugeordnet werden.

Aufgrund der Mantelbildung der Tunica-Schichten um das Corpus im Scheitel, kann für die Anordnung der Blattgewebe angenommen werden, dass die subepidermale obere Schicht und die subepidermale untere Schicht L2-bürtig sind. Bei einem oberseitig ausgebildeten Hypoderm kann die Schichtenfolge somit an der Blattunterseite abgelesen werden (BERGANN & BERGANN, 1983b; RASHID, 1993). Tritt sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite ein Hypoderm auf wie bei *Nerium oleander* (PFITZER, 1872; BERGANN & BERGANN, 1983b), *Hoya carnosa* (BERGANN & BERGANN, 1983b), *Ananas comosus* (BIELE, 1992), *Ctenanthe lubbersiana*, *C. oppenheimiana* (BIELE, 1992; RODRIGUEZ, 2002) und *Tradescantia spathacea* (PFITZER, 1872), bereitet es Schwierigkeiten, von der L2-bürtigen Schicht auf die Konstitution der L2 im Scheitel zu schließen.

Tritt dieser Fall ein, kann der chimärische Aufbau des Scheitels nur auf indirektem Wege – unter Einbeziehung der L2-bürtigen Ringzellen in der Nähe der Schließzellen, des L2-bürtigen Randmesophylls oder der Sekundärmuster – bestimmt werden (BERGANN & BERGANN, 1983a, b; BIELE, 1992; RODRIGUEZ, 2002).

2.4.2 Ringzellen

Bei Untersuchungen an Bromeliengewächsen fand BIELE (1992) den Nachweis dafür, dass das subepidermal gelegene Wasserspeichergewebe dieser Pflanzen als L2-bürtiges Hypoderm anzusehen ist. Die Hypodermzellen bilden einen Ring um den substomatären Interzellularraum und sind benachbart mit den Schließzellen und den Epidermiszellen, die neben den Schließzellen liegen. Diese Ringzellen enthalten in Weißkernformen (GGW) Chloroplasten, in Weißrandformen (GWG) sind dagegen keine Chloroplasten enthalten. So konnte gezeigt, dass das subepidermale Wasserspeichergewebe einer anderen Schicht entstammt als die L1-bürtige Epidermis.

Im Folgenden werden die Hypodermzellen, die an den substomatären Interzellularraum grenzen, als Ringzellen bezeichnet. Es soll geklärt werden, ob diese L2-bürtigen Ringzellen auch bei anderen Arten mit einem beidseitig ausgebildeten Hypoderm – wie *Hoya carnosa* und *Tradescantia spathacea* – auftreten. BIELE (1992) ordnete die bei den Bromeliengewächsen gefundenen Ringzellen dem Hypoderm zu. Streng genommen, können sie jedoch keine Hypodermzellen sein, wenn sie Plastiden enthalten. Im Diskussionsteil wird geklärt werden, wie die Ringzellen definiert werden können.

2.4.3 Einbeziehung des Randmesophylls

Während der Blattentwicklung teilt sich die L2-bürtige Schicht hauptsächlich antiklin und bleibt in der Blattmitte einschichtig. Im Randbereich beteiligt sie sich durch perikline Teilungen an der Bildung des Randmesophylls. Die Konstitution der L2-Schicht lässt sich am Blattrand erkennen, wo das Mesophyll, den Genotyp der L2 preisgibt (BERGANN & BERGANN, 1983a, b; BIELE, 1992; RASHID, 1993; RODRIGUEZ, 2002).

2.4.4 Sekundärmuster

Sekundärmuster überlagern vielfach die Grundmuster von variegaten Periklinalchimären. Betrachtet man ein Blatt im Querschnitt, liegen zwischen den L3-bürtigen Mesophyllzellen und dem L2-bürtigen Hypoderm andersfarbige Mesophyllzellen, die der Färbung nach als L2-bürtig einzuordnen sind. Diese andersfarbigen Palisaden- oder Schwammparenchymzellen zeigen somit den Idiotyp des L2-bürtigen Hypoderms. Sie entstehen durch lokal begrenzte Verdopplungen einer Schicht, die in die benachbarten Zelllagen des Blattes gelangen. Dabei differenzieren diese Zellen zu Mesophyllzellen (STEWART & DERMEN, 1979; BERGANN & BERGANN, 1983a, b; DAWE & FREELING, 1991; BIELE, 1992; MARCOTRIGIANO & BERNATZKY, 1995; SUD & DENGLER, 2000; MARCOTRIGIANO, 2001).

2.5 Abgrenzung zur multiseriaten Epidermis

2.5.1 Begriffsbestimmung

Während das Hypoderm als ein Teil des Grundgewebes von L2 oder L3 abstammt, wird die multiseriate Epidermis vom L1-bürtigen Protoderm abgeschieden. Die Protodermzellen werden periklin aufgespalten und bilden so eine bis zu mehrere Zellreihen mächtige multiseriate Epidermis. Die periklinen Teilungen setzen erst während der Blattentfaltung in der Knospe ein. Sie können sowohl Chloroplasten wie bei *Peperomia obtusifolia* (L.) A. Dietr. enthalten, als auch chlorophyllfrei wie bei *Ficus elastica* und *Ficus rubiginosa* sein. Multiseriate Epidermen sind für *Peperomia*-Arten, *Ficus*-Arten und *Begonia*-Arten typisch (PFITZER, 1872; RENNER et al., 1952; FAHN, 1967; ESAU, 1969; BERGANN & BERGANN, 1983a; RASHID, 1993; KRETZSCHMAR, 2002; BEARDSSELL & NORDEN, 2004).

2.5.2 Musteranalyse bei Anwesenheit einer multiseriaten Epidermis

Da die multiseriate Epidermis L1-bürtig ist, kann hier die Schichtenfolge wie bei einem normalen Blatt abgelesen werden (vgl. Kap. 1.3). Dass es sich bei einem Wassergewebe um eine L1-bürtige multiseriate Epidermis handelt, lässt sich daran erkennen, dass, wie in Abb. 2-3 schematisch dargestellt, zwischen dem Binnenmesophyll und den Epidermisschichten eine andersfarbige Schicht liegt (BERGANN & BERGANN, 1983a).

2.5.3 Bedeutung der Unterscheidung zwischen multiseriater Epidermis und Hypoderm

Für die Zuordnung des äußeren Wassergewebes ist es wichtig, dessen Herkunft richtig zu bestimmen. Mithilfe von variegaten Periklinalchimären und verschiedenen Lösungsansätzen können Hypodermsschichten zweifelsfrei erkannt und von einer multiseriater Epidermis unterschieden werden.

Ökomorphologisch wird keine Unterscheidung zwischen multiseriater Epidermis und Hypoderm getroffen (FAHN & CUTLER, 1992).

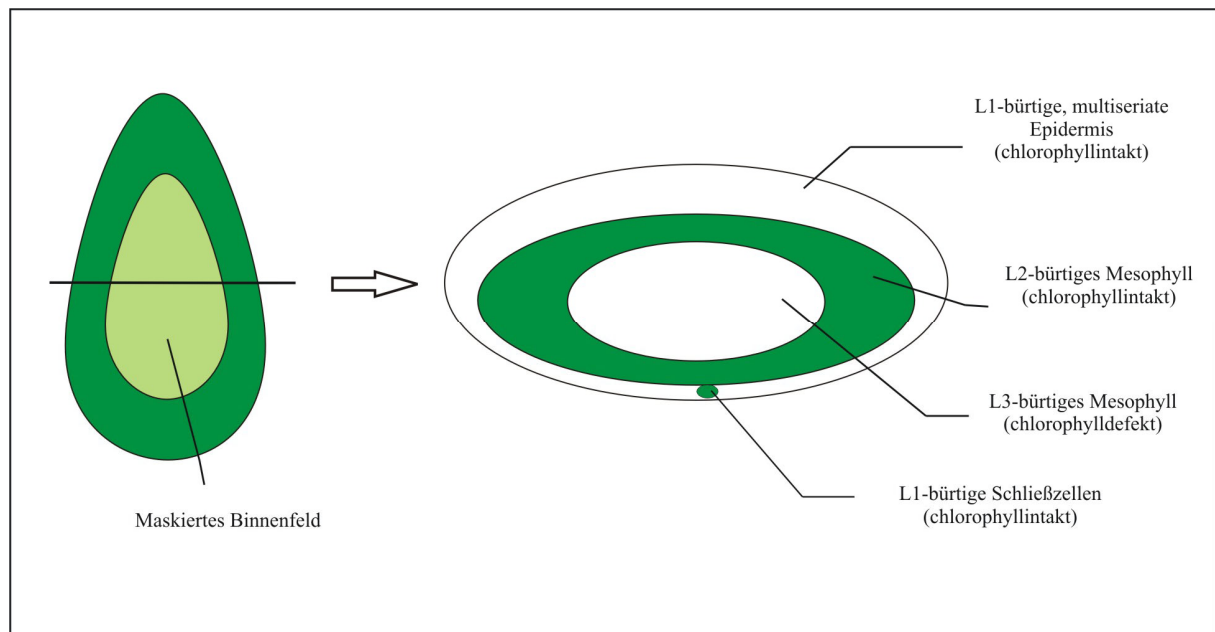


Abb. 2-3: Schematische Darstellung eines Weißkernblattes (Grün-Grün-Weiß) mit einer multiseriater Epidermis als Aufsicht (links) und als Querschnitt (rechts) mit dem phänotypischen Erscheinungsbild der Gewebe.

3 Das Hypoderm als xeromorphe Struktur

3.1 Adaptation

Adaptation ist die Anpassung eines Organismus an die jeweilig vorherrschenden Umweltverhältnisse. Sie ist das Resultat vorangegangener Selektionsprozesse. Umweltstress kann eine adaptive Evolution auslösen. Dabei entstehen an einen bestimmten Standort angepasste Organismen, die entweder nur hier lebensfähig sind oder auch unter bestimmten Bedingungen an anderen Standorten lebensfähig wären. Wichtige abiotische Faktoren für eine Adaptation sind Temperatur, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit. Neben der genetischen Adaptation tritt oft auch die erworbene Adaptation auf (COX & MOORE, 1987; SEDLAG & WEINERT, 1987; FAHN & CUTLER, 1992; KUTSCHERA, 2006; READ & STOKES, 2006). Beispiele für an extreme Standorte angepasste Pflanzen sind Xerophyten, Hygrophyten und Hartlaubgewächse (Sklerophylle) (AGAMI et al, 1990; LARCHER, 1994; EDWARDS et al., 2000).

3.2 Xerophyten und xeromorphe Eigenschaften

Xerophyten sind auf verschiedene Weisen an trockene und strahlungsintensive Standorte angepasste Pflanzen (siehe Abb. 3-1). Morphologische Merkmale, die die Transpiration herabsetzen, werden xeromorph genannt und sind hauptsächlich bei den dürretoleranten Xerophyten anzutreffen (NAPP-ZINN, 1984; LERCH, 1985; FAHN & CUTLER, 1992; LIBBERT, 1993; SCHUBERT & WAGNER, 1993; LARCHER, 1994). Tab. 3-1 zeigt einige wichtige xeromorphe Merkmale, die FAHN & CUTLER (1992) bei der Untersuchung von 71 xeromorphen Arten gefunden haben. Wichtig ist, dass die Merkmale nicht einzeln, sondern in Gruppen auftreten.

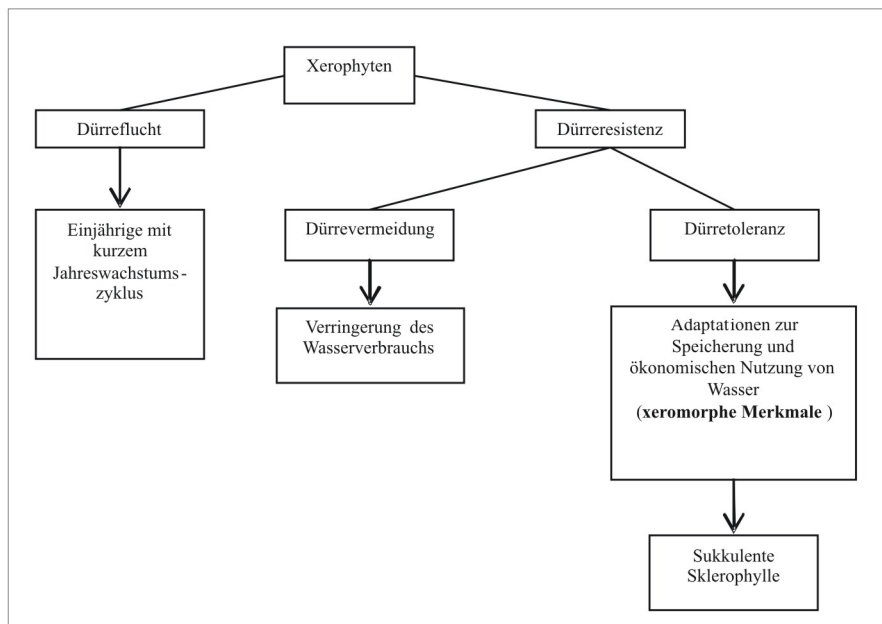


Abb. 3-1: Einteilung der Xerophyten nach der Art ihrer Anpassung (nach FAHN & CUTLER, 1992)

Obwohl die meisten der in dieser Arbeit untersuchten Pflanzen nicht zu den Xerophyten zählen, besitzen sie doch xeromorphe Eigenschaften. Xeromorphie ist nicht an die Gruppe der Xerophyten gebunden, sondern kann auch bei Mesophyten und Hygrophyten (Pflanzen feuchter Standorte) auftreten.

3.3 Wasserspeichergewebe

Wie in Tab. 3-1 zu sehen ist, besitzen 48 % der von FAHN & CUTLER (1992) untersuchten Arten ein peripheres Wasserspeichergewebe in Form eines Hypoderms oder einer multiseriäten Epidermis. Lebende Wasserspeicherzellen sind in der Lage, sich bei der Aufnahme von Wasser auszudehnen und bei der Abgabe von Wasser zu schrumpfen, ohne dass die Zellen beschädigt werden. Das Wasser wird dabei in den großen Vakuolen als wässrige Lösung gespeichert (ROMBERGER et al., 1993).

Zentrale Wasserspeichergewebe sind häufig bei Sukkulente zu finden. Dieses Wasserspeichergewebe kann sowohl aus chlorophyllfreien Zellen als auch chlorophyllhaltigen Zellen, welche Wasser speichern und assimilieren können, bestehen. Sukkulente – wie *Cactaceae* und *Crassulaceae* – verfügen über den CAM-Stoffwechsel, der eng mit Wasserspeichergeweben korreliert (LAWLOR, 1990; FAHN & CUTLER, 1992; ROMBERGER et al., 1993; LÜTTGE, 2004).

Tab. 3-1: Xeromorphe Merkmale und deren Häufigkeit des Auftretens bei 71 xeromorphen Arten in % (nach FAHN & CUTLER, 1992)

Xeromorphe Merkmale	Prozentualer Anteil
Dicke äußere Epidermiszellwand	87 %
Dicke Kutikula	80 %
Sklerenchymatische Kappen über den Leitbündeln	65 %
Stomata auf beiden Blattseiten (inkl. photosynthetisch aktive Stängel)	51 %
Hypodermis oder multiseriate Epidermis	48 %
Trichome	42 %
Zentrales Wasserspeichergewebe	42 %
Abaxiales und adaxiales Palisadenparenchym	35 %
Eingesenkte Stomata	34 %
Sklerenchymfasern	27 %
Stomata in Kanälen, Krypten oder Furchen	25 %

4 Variabilität bei der Hypodermddifferenzierung

4.1 Genetische Variabilität und Modifikation

Jeder Organismus ist einzigartig, denn in einer Population gleicht kein Individuum dem anderen. Diese Verschiedenheit kann sowohl umwelt- als auch genetisch bedingt sein. Die genetische Variabilität wird durch Mutation und Rekombination gesteuert. Genetisch bedingte Veränderungen sind vererbbar. Im Verlauf der Generationen können durch das Zusammenspiel von genetischer Variabilität und natürlicher Selektion neue Arten entstehen (SEDLAG & WEINERT, 1987; KUTSCHERA, 2006).

Durch Umwelteinflüsse ausgelöste Veränderungen im Phänotyp von Organismen werden als Modifikationen bezeichnet. Im Gegensatz zur genetischen Variabilität sind die modifikativen Anpassungen nicht vererbbar. Ein Beispiel für modifikative Anpassungen sind die Sonnen- und Schattenblätter einer Pflanze (SEDLAG & WEINERT, 1987; KUTSCHERA, 2006).

4.2 Variables Hypoderm

Hypoderme verschiedener Arten aus verschiedenen Familien ähneln sich nicht. So liegt das Hypoderm von *Tradescantia spathacea* (PFITZER, 1872) einschichtig auf beiden Blattseiten vor und seine Zellen sind großlumig. Das Hypoderm der *Bromeliaceae* liegt ebenfalls beidseitig vor, doch sind die Zellen viel kleiner und die Anzahl der Schichten variiert innerhalb der Familie (NAPP-ZINN, 1973; BIELE, 1992).

Nicht nur das hypodermale Gewebe als solches scheint zu variieren, sondern auch innerhalb verwandter Arten gibt es Unterschiede bei der Ausprägung der Hypodermzellen. Es kann ein- oder mehrschichtig bzw. nur auf der Blattoberseite oder sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite vorliegen. RASHID (1993) konnte bei seinen Untersuchungen an verschiedenen *Araliaceae* feststellen, dass nicht bei allen Vertretern ein Hypoderm vorhanden bzw. gleich stark ausgebildet ist. So besitzen *Schefflera arboricola* und *Polyscias scutellaria* ein oberseitiges Hypoderm, *Hedera helix* dagegen keines. *Schefflera arboricola* hat ein Hypoderm, das mindestens zweischichtig an der Blattoberseite vorliegt. Das Hypoderm von *Polyscias scutellaria* ist nicht durchgehend, sondern wird lokal von grünen Zellen unterbrochen.

ROSCHOW (2005) stellte bei Untersuchungen an *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' fest, dass das Hypoderm bei Licht- und Schattenblättern unterschiedlich differenziert ist. Die Schattenblätter zeigen eine stärkere Maskierung des Binnenfeldes als die Lichtblätter. Die Maskierung wird durch L2-bürtige Zellen hervorgerufen, die nicht als Hypoderm-, sondern als Mesophyllzellen differenzieren.

4.3 Eine Struktur in Entwicklung

Im Sinne der Evolution ist die Entwicklung von pflanzlichen Strukturen nicht abgeschlossen. In jeder Generation können Neuheiten auftreten. Übergangsformen deuten auf sich entwickelnde Strukturen hin (SATTLER & RUTISHAUSER, 1997). Mithilfe verschiedener Arten der Gattungen *Tradescantia* und *Ilex* und der Familien *Araliaceae* und *Crassulaceae* wird versucht, Übergangsformen zu finden, die zeigen, dass es sich beim Hypoderm um eine Struktur in Entwicklung handelt.

4.4 Homologe oder analoge Strukturen

In der Evolutionsbiologie beschreibt homolog ein Merkmal bei zwei oder mehr Taxa, das sich auf ein gleiches oder entsprechendes Merkmal bei einem vermuteten gemeinsamen Ahnen zurückführen oder von diesem ableiten lässt. Im Gegensatz dazu zeigen analoge Strukturen und Organe eine Ähnlichkeit, die auf einer Anpassung an ähnliche Umwelt- und Lebensbedingungen beruht. Die Ähnlichkeit geht nicht wie bei homologen Strukturen auf eine gemeinsame Abstammung zurück. Homologe und analoge Strukturen lassen sich meist nur schwer auseinander halten (SEDLAG & WEINERT, 1987; KUTSCHERA, 2006).

Zur Bestimmung einer vorliegenden Homologie können verschiedene Bestimmungskriterien ohne Zuhilfenahme der Verwandtschaft angewandt werden. Die Kriterien müssen nicht unbedingt gleichzeitig erfüllt sein und weisen auf eine Verwandtschaft der untersuchten Taxa hin (KUTSCHERA, 2006). Ist es möglich, mithilfe der Homologiekriterien für die Struktur "Hypoderm" eine homologe Entwicklungsreihe aufzustellen?

4.5 Bedeutung für die Züchtung

Die Hauptziele der Züchtungsforschung sind Ertrag, Qualität und Resistenzen gegenüber Schädlingen, Krankheiten oder abiotischem Stress (Napp-Zinn, 1988). Hypodermale Wasserspeichergewebe könnten im Rahmen der Dürresistenzzüchtung Eingang finden. Wenn es möglich ist, eine genetisch bedingte Variabilität im Grad der Hypodermausprägung und Übergangsformen innerhalb verwandter Arten aufzuzeigen, könnten hypodermale Wasserspeichergewebe von züchterischem Interesse sein.

Teil II Material & Methoden

5 Material und Methoden

5.1 Untersuchte Pflanzenarten

5.1.1 Musterformen variegater Periklinalchimären

Von den meisten untersuchten Pflanzen standen neben der grünen Vergleichsform auch Weißrand- und Weißkernformen zur Verfügung. Weißkernformen haben einen grünen Rand und bei Anwesenheit eines Hypoderms ein weißes, unmaskiertes Binnenfeld (s. Abb. 5-1, links). Weißrandformen haben einen weißen Rand und ein grünes, unmaskiertes Binnenfeld (s. Abb. 5-1, rechts). Nach diesen Gesichtspunkten wurden die zu untersuchenden Arten ausgewählt, die ein Hypoderm aufweisen könnten. Tab. 5-2 zeigt auf einen Blick, welche Abbildungen in dieser Arbeit Ansichten periklinalchimärischer Blätter zeigen.

Aus der wissenschaftlichen Literatur sind einige Pflanzen bekannt, die gesichert über ein Hypoderm verfügen. Dazu gehören unter anderem *Hoya carnososa*, *Nerium oleander* (PFITZER, 1872; BERGANN & BERGANN, 1983b), Vertreter der *Bromeliaceae* und *Marantaceae* (BIELE, 1992; RODRIGUEZ, 2002), *Schefflera arboricola* und *Polyscias scutellaria* (RASHID, 1993).

Tab. 5-1 gibt eine Auswahl wissenschaftlicher Arbeiten wieder, die sich bereits mit den variegaten Periklinalchimären einiger in dieser Arbeit untersuchter Arten beschäftigt haben.

Tab. 5-1: Auswahl wissenschaftlicher Arbeiten zu variegaten Periklinalchimären

Untersuchte Art	Arbeit
<i>Aechmea spec.</i> Ruiz et Pav.	BIELE, 1992
<i>Ananas comosus</i> (L.) Merr.	IMAI, 1935; Biele, 1992
<i>Hoya carnososa</i> (L.f.) R. Br.	BERGANN & BERGANN, 1983b
<i>Nerium oleander</i> L.	BERGANN & BERGANN, 1983b
<i>Pandanus veitchii</i> hort. Veitch ex Mast et T. Moore	KÜSTER, 1927; DERMEN, 1960; STEWART & DERMEN, 1979
<i>Polyscias paniculata</i> (DC.) Bak.	RASHID, 1993
<i>Polyscias scutellaria</i> (Burm. f.) Fosberg	DERMEN, 1960; RASHID, 1993
<i>Schefflera arboricola</i> (Hayata) Hayata	RASHID, 1993
<i>Tradescantia zanoniana</i> (L.) Sw.	BIELE, 1992

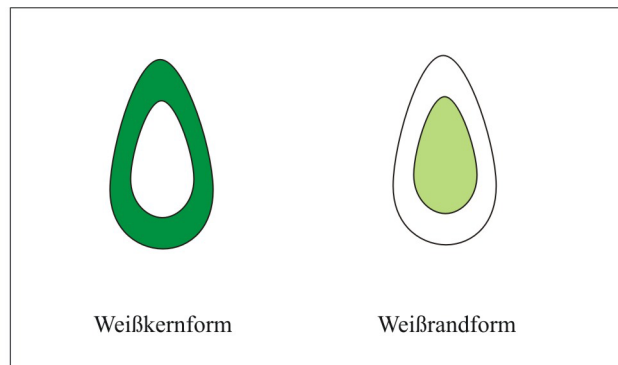


Abb. 5-1: Schematische Darstellung der Musterformen variegater Periklinalchimären mit Hypodermbildung.

Tab. 5-2: Untersuchte Arten und Abbildungen ihrer periklinalchimärischen Musterformen
(WK = Weißkernform, WR = Weißrandform)

Art	Abbildung (Musterform)
<i>Aechmea spec.</i> Ruiz et Pav.	Abb. 8-4 (WR)
<i>Clusia major</i> (Jacq.) L.	Abb. 6-19 (WK)
<i>Corynocarpus laevigatus</i> J.R.Forst. et G. Forst.	Abb. 6-15 (WK), Abb. 5-3 (WR)
<i>Crassula ovata</i> (Mill.) Druce	Abb. 6-25 (WK), Abb. 5-5 (WR)
<i>Hoya carnosa</i> (L.f.) R. Br.	Abb. 8-13 (WK), Abb. 5-2 (WR)
<i>Nerium oleander</i> L.	Abb. 8-19 (WK, WR)
<i>Nidularium innocentii</i> var. <i>lineatum</i> (Mez) L.B. Sm.	Abb. 11-1 (WK)
<i>Pandanus veitchii</i> hort. Veitch ex Mast et T. Moore	Abb. 7-7 (WR)
<i>Polyscias paniculata</i> (DC.) Bak.	Abb. 6-11 (WK)
<i>Polyscias scutellaria</i> (Burm. f.) Fosberg	Abb. 6-7 (WK)
<i>Schefflera arboricola</i> (Hayata) Hayata	Abb. 5-4, Abb. 5-7, Abb. 6-1 (WK), Abb. 5-6 (WR)
<i>Strelitzia reginae</i> Banks	Abb. 7-1 (WK)
<i>Tradescantia spathacea</i> Sw.	Abb. 8-7 (WK), Abb. 8-10 (WR)
<i>Tradescantia zanonii</i> (L.) Sw.	Abb. 10-8 (WR)



Abb. 5-2: Weißrandform *Hoya carnosa*.



Abb. 5-3: Weißrandform *Corynocarpus laevigatus* 'Variegata': Die weißen Ränder einiger Blätter zeigen ein scheinbar makulantes Muster.



Abb. 5-4: Weißkernform *Schefflera arboricola* 'Rising Sun'.



Abb. 5-5: Weißrandform *Crassula ovata*.



Abb. 5-6: Weißrandform *Schefflera arboricola* 'Henriette'.



Abb. 5-7: Weißkernform *Schefflera arboricola* 'Gerda'.

5.1.2 Herkunft des Pflanzenmaterials

In Tab. 5-4 ist eine Aufstellung der untersuchten Pflanzenarten mit ihrer geographischen Verbreitung und ihrer Einordnung in Vegetationszonen (nach ENCKE et al., 1984; nach RICHTER, 2001; nach EHRHARDT et al., 2002) aufgeführt. Die botanischen Namen, Autoren und Familienzuordnungen sind ENCKE et al. (1984) und EHRHARDT et al. (2002) entnommen.

Die meisten der untersuchten Pflanzen wurden im Gewächshaus (GWH) des Instituts für Gartenbauwissenschaften in Berlin-Dahlem kultiviert. Weiteres Pflanzenmaterial wurde freundlicherweise auch vom Botanischen Garten Berlin-Dahlem und von Prof. Dr. Frank Pohlheim zur Verfügung gestellt. In Tab. 5-3 sind drei Arten aufgeführt, von denen Blätter verschiedener Herkünfte untersucht wurden.

Tab. 5-3: Verschiedene Herkünfte periklinalchimärischer Formen

Arten	Musterform	Herkunft
Clusia major (Jacq.) L.	Grün	Botanischer Garten Berlin GWH Institut für Gartenbauwissenschaften
	Weißkern	Teneriffa
Nerium oleander L.	Grün	Prof. Dr. Frank Pohlheim
	Weißbrand	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften
	Weißkern, Weißbrand	Mallorca
Strelitzia reginae Banks	Grün	Botanischer Garten Berlin, Teneriffa
	Weißkern	Teneriffa

Tab. 5-4: Untersuchte Pflanzenarten mit Angabe der Herkunft des Pflanzenmaterials, der geographischen Verbreitung und der Vegetationszone (nach RICHTER, 2001)

Botanischer Name	Familie	Herkunft	Verbreitungsgebiet	Vegetationszone
<i>Aechmea spec.</i> Ruiz et Pav.	<i>Bromeliaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Tropisches Südamerika	Feuchttropen, Wechselfeuchte Tropen
<i>Ananas comosus</i> (L.) Merr.	<i>Bromeliaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	cult.; Brasilien	Feuchttropen, Wechselfeuchte Tropen
<i>Arundo donax</i> L.	<i>Poaceae</i>	Prof. Dr. Frank Pohlheim	Zentral- und Südasien	Steppisch mit temperierter Wüste, Wechselfeuchte Tropen
<i>Camellia sinensis</i> (L.) Kuntze	<i>Theaceae</i>	Botanischer Garten Berlin	Indien, China, Myanmar	Wechselfeuchte Tropen
<i>Ceropegia linearis</i> ssp. <i>woodii</i> (Schltr.) H. Huber	<i>Asclepiadaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Kap, Simbabwe	Mediterrane und Laurale Subtropen (Wechselfeuchte Tropen)
<i>Chlorophytum comosum</i> (Thunb.) Jacques	<i>Antheriaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Südafrika	Mediterrane und Laurale Subtropen
<i>Clusia major</i> (Jacq.) L.	<i>Clusiaceae</i>	Botanischer Garten Berlin Teneriffa	S-Florida, Mexiko, Westindien, Zentral- und Südamerika	Wechselfeuchte Tropen

Tab. 5-4: Fortsetzung

Botanischer Name	Familie	Herkunft	Verbreitungsgebiet	Vegetationszone
<i>Corynocarpus laevigatus</i> J.R. Forst. et G. Forst.	<i>Corynocarpaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Neuseeland	Laurale Subtropen
<i>Crassula lactea</i> Sol. ex Aiton	<i>Crassulaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Südafrika: Ost-Kap, Natal, Transvaal	Mediterrane und Laurale Subtropen
<i>Crassula ovata</i> (Mill.) Druce	<i>Crassulaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Südafrika: Provinzen Kapland, Natal	Mediterrane und Laurale Subtropen
<i>Ctenanthe burle-marxii</i> H.A. Kenn. ¹	<i>Marantaceae</i>	Prof. Dr. Frank Pohlheim	Brasilien	Feuchttropen, Wechselfeuchte Tropen
× <i>Fatschedera lizei</i> (hort. ex Cochet) Guillaumin	<i>Araliaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	cult.	–
<i>Fatsia japonica</i> (Thunb.) Decne. et Planch	<i>Araliaceae</i>	Botanischer Garten Berlin	Japan, Riukiu-Inseln, S-Korea	Laurale Subtropen
<i>Ficus benjamina</i> L.	<i>Moraceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Himalaya, Indien, Myanmar, S-China, Malaisischer Archipel, N-Australien	Feuchttropen, Wechselfeuchte Tropen

¹ nach HOPPE et al. (2007)

Tab. 5-4: Fortsetzung

Botanischer Name	Familie	Herkunft	Verbreitungsgebiet	Vegetationszone
<i>Ficus deltoidea</i> Jack	<i>Moraceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Malaiischer Archipel	Feuchttropen
<i>Ficus elastica</i> Roxb.	<i>Moraceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	O-Himalaya, Myanmar, Malaiischer Archipel	Feuchttropen, Wechselfeuchte Tropen
<i>Ficus pumila</i> L.	<i>Moraceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	China, Japan, Riukiu-Inseln, Taiwan, N-Vietnam	Wechselfeuchte Tropen, Laurale Subtropen
<i>Ficus rubiginosa</i> Desf. ex Vent.	<i>Moraceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Australien, Queensland, New South Wales	Wechselfeuchte Tropen, Laurale Subtropen
<i>Hedera colchica</i> (K. Koch) K. Koch	<i>Araliaceae</i>	Botanischer Garten Berlin	N-Türkei, Kaukasus	Mediterrane Subtropen
<i>Hoya carnosa</i> (L.f.) R. Br.	<i>Asclepiadaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Zentralchina, SO-Asien, Australien (Queensland)	Wechselfeuchte Tropen (Laurale Subtropen)
<i>Ilex × altaclerensis</i> (Loudon) Dallim	<i>Aquifoliaceae</i>	Institut für Gartenbauwissenschaften	cult.	–
<i>Ilex aquifolium</i> L.	<i>Aquifoliaceae</i>	Institut für Gartenbauwissenschaften	Europa außer Russland, Türkei, Syrien, NW-Afrika	Mediterrane Subtropen, Nemorale Wälder
<i>Ilex × meserveae</i> S.Y. Hu	<i>Aquifoliaceae</i>	Institut für Gartenbauwissenschaften	cult.	–

Tab. 5-4: Fortsetzung

Botanischer Name	Familie	Herkunft	Verbreitungsgebiet	Vegetationszone
<i>Ilex crenata</i> Thunb.	<i>Aquifoliaceae</i>	Institut für Gartenbauwissenschaften	Japan	Laurale Subtropen, Nemorale Wälder
<i>Laurus nobilis</i> L.	<i>Lauraceae</i>	Prof. Dr. Frank Pohlheim	Iberische Halbinsel, Frankreich, Apenninhalbinsel, Balkanhalbinsel, Kaukasus	Mediterrane und Laurale Subtropen
<i>Maranta leuconeura</i> E. Morren	<i>Marantaceae</i>	Prof. Dr. Frank Pohlheim	Brasilien	Feuchttropen, Wechselfeuchte Tropen
<i>Nerium oleander</i> L.	<i>Apocynaceae</i>	Prof. Dr. Frank Pohlheim GWH Institut für Gartenbauwissenschaften Mallorca	Europa (Mittelmeerraum), Türkei, Levante, NW-Afrika, Libyen	Mediterrane Subtropen
<i>Nidularium innocentii</i> var. <i>lineatum</i> (Mez) L.B. Sm.	<i>Bromeliaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	cult., O-Brasilien	Feuchttropen, Wechselfeuchte Tropen
<i>Olea europaea</i> L.	<i>Oleaceae</i>	Prof. Dr. Frank Pohlheim	Mediterraner Mittelmeerraum	Mediterrane Subtropen
<i>Pandanus dubius</i> Spreng.	<i>Pandanaceae</i>	Botanischer Garten Berlin	Molukken, Neuguinea, Pazifische Inseln	Feuchttropen

Tab. 5-4: Fortsetzung

Botanischer Name	Familie	Herkunft	Verbreitungsgebiet	Vegetationszone
<i>Pandanus veitchii</i> hort. Veitch ex Mast et T. Moore	<i>Pandanaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Polynesien	Feuchttropen
<i>Philodendron scandens</i> K. Koch et Sello	<i>Araceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Ost-Mexiko, Panama	Feuchttropen, Wechselfeuchte Tropen
<i>Pitcairnia corallina</i> Linden et André	<i>Bromeliaceae</i>	Botanischer Garten Berlin	Peru, Kolumbien	Feuchttropen
<i>Polyscias paniculata</i> (DC.) Bak. ¹	<i>Araliaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Mauritius	Feuchttropen
<i>Polyscias scutellaria</i> (Burm. f.) Fosberg	<i>Araliaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Neukaledonien	Wechselfeuchte Tropen
<i>Rhipsalidopsis gaertneri</i> (Regel) Moran	<i>Cactaceae</i>	Prof. Dr. Frank Pohlheim	O-Brasilien	Feuchttropen
<i>Schefflera arboricola</i> (Hayata) Hayata	<i>Araliaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Taiwan	Wechselfeuchte Tropen

¹ nach ENCKE et al. (1984)

Tab. 5-4: Fortsetzung

Botanischer Name	Familie	Herkunft	Verbreitungsgebiet	Vegetationszone
<i>Schefflera elegantissima</i> (Veitch ex Mast.) Lowry et Frodin	<i>Araliaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Neukaledonien	Wechselfeuchte Tropen
<i>Schefflera veitchii</i> (Carrière) Frodin et Lowry	<i>Araliaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Neukaledonien	Wechselfeuchte Tropen
<i>Schlumbergera spec.</i> Lem.	<i>Cactaceae</i>	Prof. Dr. Frank Pohlheim	Brasilien	Feuchttropen
<i>Sedum kamtschaticum</i> Fisch. et C.A. Mey	<i>Crassulaceae</i>	Prof. Dr. Frank Pohlheim	Amur, Sachalin, Japan, Kamtschatka, Japan, Ostsibirien, Mandschurei	Nemorale Wälder, Boreale Zone
<i>Sedum nussbaumerianum</i> Britton	<i>Crassulaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Mexiko	Wechselfeuchte Tropen
<i>Sedum rubrotinctum</i> R.T. Clausen	<i>Crassulaceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Mexiko	Wechselfeuchte Tropen
<i>Sedum sieboldii</i> Sweet	<i>Crassulaceae</i>	Prof. Dr. Frank Pohlheim	Japan	Nemorale Wälder, Boreale Zone
<i>Senecio macroglossus</i> DC.	<i>Asteraceae</i>	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	S-Afrika	Mediterrane und Laurale Subtropen

Tab. 5-4: Fortsetzung

Botanischer Name	Familie	Herkunft	Verbreitungsgebiet	Vegetationszone
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	Poaceae	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	trop. Amerika, W-Afrika, Pazifik-Inseln	Feuchttropen (Wechselfeuchte Tropen)
<i>Strelitzia reginae</i> Banks	Strelitziaceae	Botanischer Garten Berlin Teneriffa	Kap-Region	Mediterrane Subtropen
<i>Tradescantia albiflora</i> Kunth	Commelinaceae	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	SO-Brasilien, Argentinien	Feuchttropen, Wechselfeuchte Tropen
<i>Tradescantia fluminensis</i> Vell.	Commelinaceae	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	SO-Brasilien, Argentinien	Feuchttropen, Wechselfeuchte Tropen
<i>Tradescantia spathacea</i> Sw.	Commelinaceae	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	S-Mexiko, Guatemala, Belize	Wechselfeuchte Tropen
<i>Tradescantia zanonii</i> (L.) Sw.	Commelinaceae	GWH Institut für Gartenbauwissenschaften	Mexiko, Zentralamerika, Westindien, tropisches S-Amerika	Feuchttropen, Wechselfeuchte Tropen

5.2 Methoden

5.2.1 Anfertigung der Blattquerschnitte

Für die Untersuchungen wurden ausschließlich Frischpräparate angefertigt. Sofern nicht anders angegeben, wurden Blattstücke aus dem Binnenfeld des Blattes entnommen. Für die Anfertigung der Querschnitte wurde ein Stück frischer Zucchini von der grünen Schale befreit und anschließend so zurechtgeschnitten, dass eine Schnittfläche von etwa 1 cm x 0,5 cm entstand. In das Zucchinistück wurde das Blattstück eingeklemmt und anschließend mit einer Rasierklinge in dünne Schnitte geschnitten. Dicke Blätter wie die von *Crassula ovata* wurden freihändig geschnitten. Die Querschnitte wurden sofort in einen Tropfen Wasser auf einem Objektträger gelegt.

Für eine bessere Beobachtung der Zellen wurden die angefertigten Querschnitte mithilfe einer Vakuumpumpe und eines Tropfens eines Tensids infiltriert. Es erwies sich zudem als vorteilhaft, die Schnitte von *Schlumbergera spec.* und *Rhipsalidopsis gaertneri* mit einem Tropfen Zitronensäure zu infiltrieren. So wurde vermieden, dass der schleimige Zellsaft die Betrachtung des Präparats beeinträchtigte.

Die mikrofotografischen Abbildungen sind jeweils so ausgerichtet, dass die Blattoberseite nach oben bzw. nach links und die Blattunterseite nach unten bzw. nach rechts zeigt.

5.2.2 Anfertigung der Flächenschnitte

Für die Untersuchung der Ringzellen wurden an der Blattunterseite im Binnenfeld Flächenschnitte angefertigt. Dabei wurde im Bereich des Hypoderms geschnitten, um so wenig wie möglich von den Mesophyllzellen zu treffen. Anschließend wurde der Schnitt mit der Schnittfläche nach oben in einen Tropfen Wasser auf einen Objektträger gebracht. Bei Bedarf wurden die Objekte mithilfe einer Vakuumpumpe und eines Tropfens eines Tensids infiltriert.

5.2.3 Weitere verwendete Hilfsmittel

Die Untersuchungen der Präparate wurden an Mikroskopen der Marke Carl Zeiss Jena durchgeführt (Tubus 1,6x, Okular PK 16x12, Objektive 10/0,25, 40/0,65).

Die mikrofotografischen Aufnahmen wurden mit dem Mikroskop "Jenaval" der Marke Carl Zeiss Jena (Okular GF-Pw 10x25, Objektive 12,5x/0,25, 25x/0,65, 50/0,95) und der Software "analySIS 3.2" (Soft Imaging GmbH, 48153 Münster) angefertigt.

Der Habitus der Untersuchungsobjekte wurde mit einer Digitalkamera Modell E20 der Marke OLYMPUS festgehalten.

Teil III Ergebnisse

6 Scheinbar makulate Bereiche in unmaskierten Binnenfeldern

6.1 Einführung

Variegate Periklinalchimären entstehen durch eine spontane oder induzierte Mutation, die die Chlorophyllbiosynthese betrifft (vgl. Kap. 1.2.2). Nach einer Plastidenmutation befinden sich grüne, chlorophyllintakte und chlorophylldefekte Plastiden in einer sogenannten Mischzelle. Im Laufe des Entmischungsprozesses werden die beiden Plastidenformen zufällig auf die Tochterzellen verteilt, so dass wiederum Mischzellen entstehen, aber auch rein grüne und rein weiße Zellen. Dieses Stadium ist makroskopisch als feines Mosaik oder feine Streifung sichtbar, die makulat genannt wird. Schreitet die Entmischung weiter voran, entstehen grobe Muster, die zu rein grünen oder weißen Zelllinien führen. Abhängig von der Verteilung der grünen und weißen Zellen entstehen Sektorial-, Meriklinal- oder Periklinalchimären (TILNEY-BASSETT, 1986; DU VINAGE, 1989).

Bei stabilen periklinalchimärischen Weißkernformen mit einem unmaskierten Binnenfeld können grüne, feingescheckte Sekundärmusterungen sichtbar werden, die makulat erscheinen und das Binnenfeld maskieren. In vergleichenden Untersuchungen soll festgestellt werden, wodurch diese feine, scheinbar makulate Mosaikmusterung hervorgerufen wird. Dabei werden einige schon früher bearbeitete Weißkernformen aufgegriffen: *Schefflera arboricola* 'Gold Capella' und 'Rising Sun', *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' und *Polyscias paniculata* 'Variegata' (RASHID, 1993). Weitere Untersuchungsobjekte sind die Weißkernformen *Clusia major* 'Variegata', *Corynocarpus laevigatus* 'Judandra' und *Crassula ovata* (WK). Für diese noch nicht beschriebenen Periklinalchimären wurden zusätzlich Musteranalysen durchgeführt.

6.2 *Schefflera arboricola* 'Gold Capella'

6.2.1 Blattmusterbeschreibung

Das schildförmig gefiederte Blatt von *Schefflera arboricola* wird in einen abaxialen (von der Achse weg) und einen adaxialen (zur Achse hin) Bereich unterschieden. Die abaxialen Einzelblätter von 'Gold Capella' haben einen breiten grünen Rand und ein weißes, unmaskiertes Binnenfeld. Die adaxialen Einzelblätter sind grün ohne weißes Binnenfeld (siehe Abb. 6-1, links). Abb. 6-1, rechts, zeigt ein abaxiales Blättchen mit einem scheinbar makulaten Muster.

6.2.2 Unmaskiertes Binnenfeld

Im Querschnitt eines abaxiales Blättchens von 'Gold Capella' folgen auf die obere Epidermis zwei farblose Hypodermis-schichten und chlorophylldefektes Mesophyll (siehe Abb. 6-2). An der Blattunterseite liegen zwei grüne Mesophyllschichten über der unteren Epidermis. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Die Scheitelkonstitution ist demnach die einer Weißkernchimäre: GGGW (nach RASHID, 1993). Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G) und die beiden sich anschließenden L2- und L3-bürtigen Mesophyll- bzw. Hypodermsschichten sind ebenfalls grün (GG). Das chlorophylldefekte Mesophyll ist L4-bürtig (W).

6.2.3 Maskiertes Binnenfeld

In einem maskierten Bereich eines abaxialen Blättchens wurden Querschnitte angefertigt. Unterhalb der zwei durchgehenden farblosen Hypodermsschichten ist eine dritte farblose Hypodermsschicht ausgebildet, die von grünen Palisadenzellen unterbrochen wird (siehe Abb. 6-3). Diese grünen Zellen liegen zwischen dem farblosen Hypoderm und dem chlorophylldefekten Mesophyll, so dass sie zu einer partiellen Maskierung des Binnenfeldes führen. Neben den grünen Palisadenzellen und den farblosen Hypodermzellen sind auch hypodermähnliche Zellen zu sehen, die Chloroplasten beinhalten.

Die maskierenden Zellen stammen von einer der beiden chlorophyllintakten, grünen Zellreihen L2 oder L3 ab. Ob sich L2-bürtige oder L3-bürtige Zellen lokal periklin geteilt haben, lässt sich aufgrund der gleichen Markierung (chlorophyllintakt) nicht festlegen.

6.2.4 Vergleich mit *Schefflera arboricola* 'Rising Sun'

Die abaxialen Blätter von 'Rising Sun' haben im Gegensatz zu 'Gold Capella' einen schmalen grünen Rand und ein etwas größeres, weißes, unmaskiertes Binnenfeld (siehe Abb. 5-4). Die Scheitelkonstitution ist die einer Weißkernchimäre: GGWW (vgl. RASHID, 1993). Die beiden Formen unterscheiden sich in ihrer dritten Scheitelschicht (L3). Während L3 bei 'Gold Capella' grün ist und einen breiteren grünen Rand bewirkt, ist L3 bei 'Rising Sun' chlorophylldefekt und verursacht ein größeres, weißes Binnenfeld.

Mit diesen beiden chimärischen Formen lässt sich nachweisen, dass die beiden durchgehenden Hypodermsschichten bei *Schefflera arboricola* zwei voneinander unabhängigen Schichten entspringen: L2 und L3 (vgl. RASHID, 1993). Die L3-bürtigen Schichten sind bei beiden jeweils verschieden: bei 'Rising Sun' W und bei 'Gold Capella' G.

6.3 *Schefflera arboricola* 'Gerda'

6.3.1 Blattmusterbeschreibung

Das Blatt von *Schefflera arboricola* 'Gerda' ähnelt dem von 'Rising Sun'. Die abaxialen Einzelblätter mit einem unmaskierten Binnenfeld umgibt ein schmaler grüner Rand. Die adaxialen Blätter zeigen dagegen einen unregelmäßigen, breiteren grünen Rand (siehe Abb. 5-7). In Abb. 6-4 ist ein adaxiales Einzelblatt mit einer scheinbar makulaten Musterung abgebildet.

6.3.2 Unmaskiertes Binnenfeld

Ein abaxiales, unmaskiertes Blättchen von *Schefflera arboricola* 'Gerda' zeigt im Querschnitt nur eine grüne Mesophyllschicht im Anschluss an die untere Epidermis. Alle anderen Zellschichten sind farblos bzw. chlorophylldefekt (vgl. 'Gold Capella', Abb. 6-2). Unterhalb der oberen Epidermis befinden sich zwei durchgehende, farblose Hypodermis-schichten. Diese stammen von zwei voneinander unabhängigen Scheitelschichten (L2 und L3) ab (vgl. RASHID, 1993). Das auf das Hypoderm folgende Mesophyll ist chlorophylldefekt. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Die Konstitution des Scheitels kann aufgrund der farblosen Hypodermis-schichten nicht auf der Blattoberseite abgelesen werden. Auf der Blattunterseite ist die Schichtung jedoch zu erkennen (vgl. RASHID, 1993): Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G), die L2-bürtige Mesophyllschicht ist ebenfalls grün (G) und die beiden sich daran anschließenden Mesophyllschichten sind chlorophylldefekt (WW). Daher ergibt sich die Konstitution einer Weißkernchimäre mit vier voneinander unabhängigen Schichten: GGWW. Die Scheitelschichtung ist wie bei 'Rising Sun' (vgl. Kap. 6.2.4).

6.3.3 Maskiertes Binnenfeld

In einem scheinbar makulaten Bereich eines adaxialen Einzelblattes wurden Querschnitte angefertigt. An der Blattoberseite ist die erste, idiotypisch grüne Hypodermis-schicht durchgehend (L2), die zweite, idiotypisch chlorophylldefekte Hypodermis-schicht (L3) teilweise von grünen Palisadenzellen unterbrochen. Ein ähnliches Bild zeigt sich auch an der Blattunterseite. Hier befinden sich im Anschluss an die untere Epidermis zwei grüne Mesophyllschichten statt einer wie in dem unmaskierten Blättchen. Die zweite farblose Hypodermis-schicht zeigt neben den unterbrechenden grünen Palisadenzellen auch Hypodermiszellen, die Chloroplasten enthalten. Im Anschluss an die beiden grünen Schichten folgt chlorophylldefektes Gewebe (siehe Abb. 6-5).

Adaxiale Blättchen eines zusammengesetzten Blattes verhalten sich wie der Randbereich eines einfachen Blattes. Hier treten öfter Verdopplungen der L2-bürtigen Schicht auf, da diese sich am Aufbau des Randmesophylls beteiligt. Aufgrund dieser Tatsache kann geschlossen werden, dass es sich um eine Verdopplung der L2-bürtigen Schicht handelt, die an der Blattoberseite teils als Hypoderm, teils als Mesophyll ausgebildet wird (siehe Abb. 6-6). Auf die Konstitution der farblosen Hypodermiszellen kann dabei nur indirekt durch die grünen Mesophyllzellen und die Beteiligung der L2 am Randmesophyll geschlossen werden. Es liegt im Bereich des Möglichen, dass die L3-bürtige chlorophylldefekte Schicht nur unvollständig verdrängt wurde und weiterhin als farbloses Hypoderm vorliegt.



Abb. 6-1: Weißkernform *Schefflera arboricola* 'Gold Capella' (GGGW): Scheinbar makulate Bereiche in abaxialen Einzelblättern.

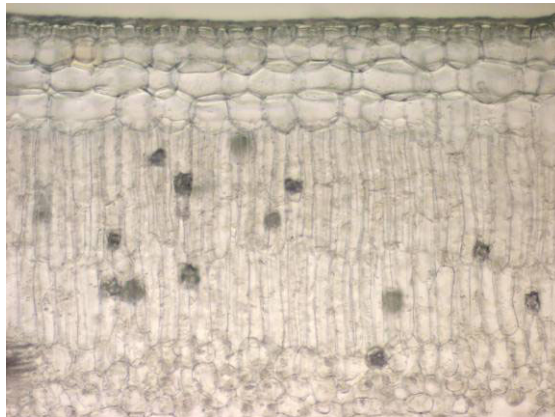


Abb. 6-2: Querschnitt durch ein Blatt von *S. arboricola* 'Gold Capella': An der Blattoberseite liegen mind. zwei Hypodermis Schichten zwischen Epidermis und chlorophylldefektem Mesophyll. (130fach)

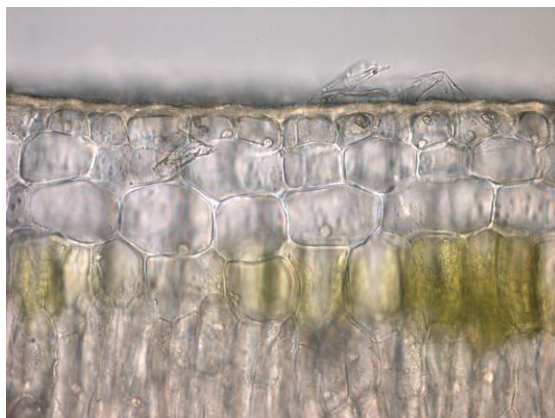


Abb. 6-3: Querschnitt an der Blattoberseite durch einen scheinbar makulaten Bereich von *S. arboricola* 'Gold Capella': Grüne Palisadenzellen unterhalb der beiden hypodermalen Schichten. (280fach)



Abb. 6-4: Weißkernform *Schefflera arboricola* 'Gerda' (GGWW): Scheinbar makulate Bereiche in einem adaxialen Einzelblatt.

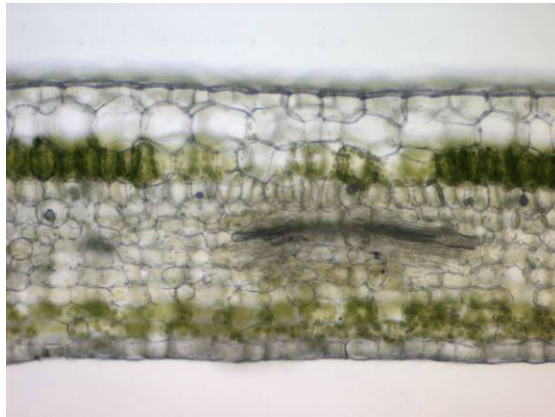


Abb. 6-5: Querschnitt durch einen scheinbar makulaten Bereich eines adaxialen Blattes von *S. arboricola* 'Gerda': Die zweite Zellschicht nach der Epidermis ist teils als Hypoderm, teils als Mesophyll ausgebildet. (130fach)

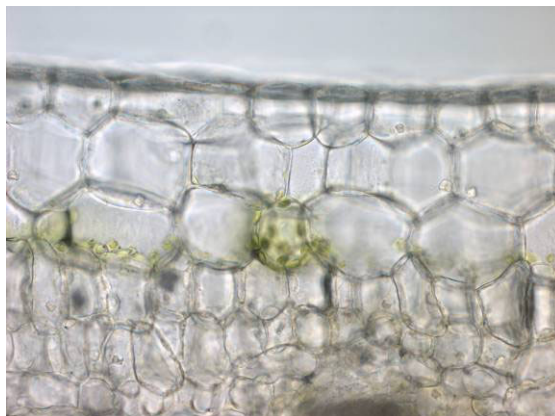


Abb. 6-6: Querschnitt durch einen scheinbar makulaten Bereich eines adaxialen Blattes von *S. arboricola* 'Gerda': Die zweite Hypodermis schicht wird von grünen Mesophyllzellen unterbrochen. (280fach)

6.4 *Polyscias scutellaria* 'Balfourii'

6.4.1 Blattmusterbeschreibung

Das Blatt von *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' zeigt einen grünen Rand, der mehr oder weniger weit in das Binnenfeld hineinragt. Das weiße Binnenfeld ist unmaskiert. Bei einigen Blättern erscheint im inneren Binnenfeld, entlang der Hauptader, ein grüner Bereich, der weiß maskiert ist (siehe Abb. 6-7). Das unmaskierte weiße Binnenfeld weist eine unregelmäßige grüne Scheckung auf, die das Blatt makulat erscheinen lässt.

6.4.2 Unmaskiertes Binnenfeld ohne L4-Beteiligung

In einem unmaskierten Binnenfeld befindet sich unter der oberen Epidermis ein durchgehendes, farbloses Hypoderm (siehe Abb. 6-8). Daran schließt sich chlorophylldefektes Mesophyll an. Oberhalb der unteren Epidermis befindet sich eine grüne Mesophyllschicht. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Die Konstitution lässt sich wie bei *Schefflera arboricola* an der Blattunterseite ablesen (vgl. RASHID, 1993). Die L1-bürtige Epidermis und die sich anschließende L2-bürtige Mesophyllschicht sind grün (GG) und das L3-bürtige Mesophyll ist chlorophylldefekt (W): Es handelt sich um eine Weißkernform.

6.4.3 Maskiertes Binnenfeld

Ein Querschnitt durch ein leicht maskiertes Binnenfeld, das scheinbar makulat ist, zeigt unterhalb der oberen Epidermis ein teilweise durch hypodermähnliche, grüne Zellen unterbrochenes Hypoderm (vgl. *Polyscias paniculata*, Abb. 6-13). Bei einer stärkeren Maskierung sind, wie in Abb. 6-9 zu sehen ist, statt der hypodermähnlichen Zellen und der Hypodermzellen grüne Palisadenzellen ausgebildet. Im Anschluss an die L2-bürtige Schicht liegt chlorophylldefektes, L3-bürtiges Mesophyll.

6.4.4 Maskiertes Binnenfeld bei L4-Beteiligung

In einigen Fällen beteiligt sich eine grüne L4 am Blattaufbau (RASHID, 1993). In Abb. 6-7 ist die L4-Beteiligung an den weiß maskierten grünen Bereichen im innersten Binnenfeld zu erkennen. Hier befinden sich im chlorophylldefekten, L3-bürtigen Mesophyll grüne, L4-bürtige Zellen (siehe Abb. 6-10). Die Maskierung kommt durch die Auflagerung chlorophylldefekter Palisadenzellen auf grüne Mesophyllzellen zustande.

6.4.5 Keine Beteiligung von L1 am Blattaufbau

DERMEN (1960) hielt die Musterform von *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' (vorher *Aralia pennocki*) für eine GWW-Weißkernform. Den grünen, unregelmäßig geformten Rand zählte er als L1-bürtig. Wahrscheinlich war er durch das farblose Hypoderm irritiert und hielt es für eine chlorophylldefekte Schicht (vgl. "peculiar chimeras", Kap. 2.3). TILNEY-BASSETT (1986) übernahm später DERMENS Vorstellung. Er hielt es sogar für möglich, dass die L2 wachstumsgehemmt ist und es so zu der unregelmäßigen L1-Beteiligung am Blattaufbau kommt. Der L4-bürtige grüne Mesophyllkern wurde sowohl von DERMEN (1960) als auch von TILNEY-BASSETT (1986) nicht beachtet.

RASHID (1993) stellte bei vergleichenden Untersuchungen zwischen der Weißkernform 'Balfourii' (GGWG) und der Weißrandform 'Marginata' (GWG) fest, dass sich L1 nicht am Randmesophyll beteiligt. Der weiße Rand von 'Marginata' stammt von der chlorophylldefekten L2 ab. Das farblose Hypoderm in 'Balfourii' konnte er als Grün zuordnen, so dass die Scheitelkonstitution auf GGW geändert werden konnte.

Da das farblose Hypoderm L2-bürtig ist, können auch die grünen mesophyllähnlichen und hypodermähnlichen Zellen, die das Hypoderm bei 'Balfourii' unterbrechen, nur L2-bürtig sein. Dass die grünen Zellen durch perikline Teilungen von L1 abstammen und es sich um ein idiotypisch chlorophylldefektes Hypoderm handelt, kann ausgeschlossen werden, da auf der Blattunterseite auf die Epidermis eine grüne Gewebeschicht folgt. Damit kann mithilfe dieser grünen, maskierenden Zellen RASHIDS (1993) Ansicht gestützt werden, dass der grüne Rand L2-bürtig ist.

6.5 *Polyscias paniculata* 'Variegata'

6.5.1 Blattmusterbeschreibung

Das Blatt von *Polyscias paniculata* 'Variegata' ist unpaarig gefiedert. Die Teilblätter zeigen einen mehr oder weniger stark ausgeprägten grünen Rand, der ein weißes, unmaskiertes Binnenfeld umschließt (siehe Abb. 6-11). Im weißen Binnenfeld zeigen sich öfter winzige, punktförmige, hellgrüne Bereiche, die das Blatt makulat erscheinen lassen. Ist das Blatt stark maskiert, zeigt es ein hellgrünes Binnenfeld, das von einzelnen weißen Punkten durchbrochen wird.

6.5.2 Unmaskiertes Binnenfeld

Das unmaskierte Binnenfeld von 'Variegata' zeigt im Querschnitt unter der oberen Epidermis eine durchgehende, farblose Hypodermis (siehe Abb. 6-12). Daran schließt sich chlorophylldefektes Palisaden- und Schwammgewebe an, das bis an eine grüne Schwammparenchymschicht reicht, die auf die untere Epidermis folgt (siehe Abb. 6-13). Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Die Konstitution des Scheitels kann wie bei *Schefflera arboricola* auf der Blattunterseite abgelesen werden (vgl. RASHID, 1993): die L1-bürtige Epidermis und die L2-bürtige, sich anschließende Mesophyllschicht sind grün (GG) und das L3-bürtige Mesophyll ist chlorophylldefekt (W). Es handelt sich um eine Weißkernchimäre.

6.5.3 Maskiertes Binnenfeld

In leicht maskierten Blättern wird, wie in Abb. 6-13 zu erkennen ist, die farblose Hypodermis an einigen Stellen von grünen Palisadenzellen oder hypodermähnlichen, chloroplastenhaltigen Zellen unterbrochen. Diese Unterbrechungen sind makroskopisch als scheinbar makulate Bereiche sichtbar. Im Anschluss an das unterbrochene Hypoderm folgt chlorophylldefektes Mesophyll, das bis zu einer grünen Mesophyllschicht oberhalb der unteren Epidermis reicht.

Ein Querschnitt durch ein stark maskiertes Blatt zeigt unterhalb der oberen Epidermis eine Schicht, die hauptsächlich aus hypodermähnlichen, grünen Zellen besteht. Diese wird von farblosen Hypodermzellen und grünen Palisadenzellen unterbrochen. Unterhalb dieser grünen Schicht liegt chlorophylldefektes Mesophyll, das bis an eine grüne Schicht oberhalb der unteren Epidermis reicht. Diese Blätter zeigen demnach die gleiche Konstitution wie unmaskierte Blätter: GGW. Die L2-bürtige Hypodermis zeigt hier ihren Idiotyp deutlich an.

6.5.4 Grün erscheinendes Binnenfeld

Grün erscheinende Blätter unterscheiden sich von den stark maskierten Blättern dadurch, dass ein dunkler grün gefärbter Randbereich nicht von einem helleren grün gefärbten Binnenfeld zu unterscheiden ist. Unterhalb der oberen Epidermis befindet sich ein durchgehendes, einschichtiges, farbloses Hypoderm, das nur an sehr wenigen Stellen von hypodermähnlichen Zellen mit Chloroplasten unterbrochen wird. Daran schließt sich eine Schicht grüner Palisadenzellen an. Das Blatt erscheint im Querschnitt grün bis auf das Hypoderm und einige wenige Inseln chlorophylldefekter Zellen im Mittelfeld. Die L3-bürtige, chlorophylldefekte Schicht scheint ergrünt zu sein (siehe Abb. 6-14).

6.5.5 Modifikation durch Lichtintensität

Es konnte festgestellt werden, dass Weißkernblätter an einem hellen Standort eher ein unmaskiertes oder nur leicht maskiertes Binnenfeld zeigten, als Blätter an einem schattigeren Standort, die eine stärkere Maskierung des Binnenfeldes zeigten. Dieses Phänomen trat auch an Blättern einer Pflanze auf, wobei die oberen Blätter nicht bis leicht maskiert und die unteren Blätter stark maskiert waren (siehe Abb. 6-11). Bei Untersuchungen der Querschnitte konnten die Maskierungen auf oben erwähnte chlorophyllhaltige, hypodermähnliche Zellen oder grüne Palisadenzellen zurückgeführt werden.



Abb. 6-7: *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' (GGWG): links mit leicht maskierten, scheinbar makulaten Binnenfeldern, rechts mit stark maskierten Binnenfeldern.

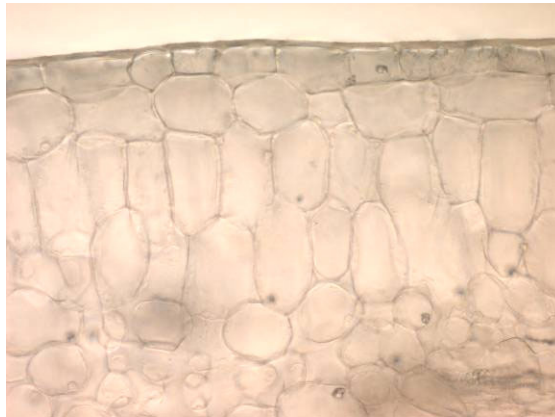


Abb. 6-8: Querschnitt durch das unmaskierte Binnenfeld von *P. scutellaria* 'Balfourii': An der Blattoberseite liegt unter der Epidermis ein farbloses Hypoderm. (280fach)

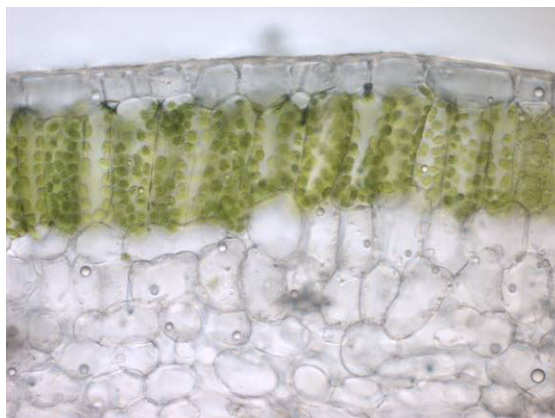


Abb. 6-9: Querschnitt durch das stark maskierte Binnenfeld von *P. scutellaria* 'Balfourii': An der Blattoberseite liegt unter der oberen Epidermis eine grüne Palisadenschicht. (280fach)

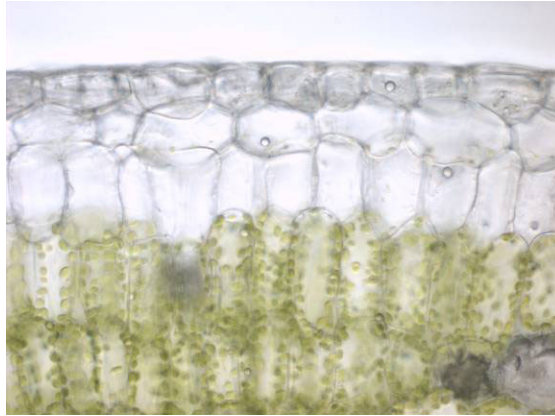


Abb. 6-10: Querschnitt durch ein Blatt von *P. scutellaria* 'Balfourii' im Bereich des inneren grünen Binnenfeldes: Unterhalb der L3-bürtigen chlorophylldefekten Palisadenschicht liegen grüne L4-bürtige Mesophyllzellen. (280fach)



Abb. 6-11: *Polyscias paniculata* 'Variegata' (GGW) mit verschieden stark maskierten Binnenfeldern.

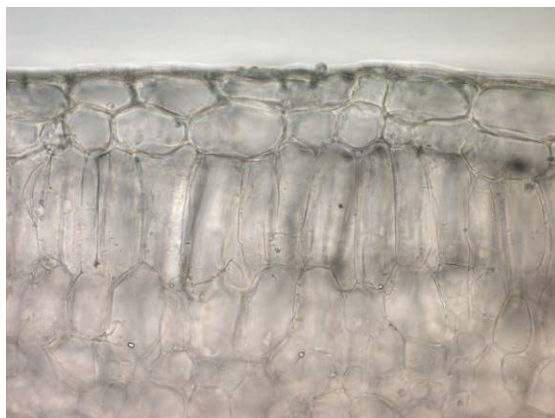


Abb. 6-12: Querschnitt durch das unmaskierte Binnenfeld von *P. paniculata* 'Variegata': An der Blattoberseite liegt unter der Epidermis ein farbloses Hypoderm. (280fach)



Abb. 6-13: Querschnitt durch das leicht maskierte Binnenfeld von *P. paniculata* 'Variegata': Die farblose Hypodermis wird an einigen Stellen von grünen Zellen unterbrochen. (280fach)

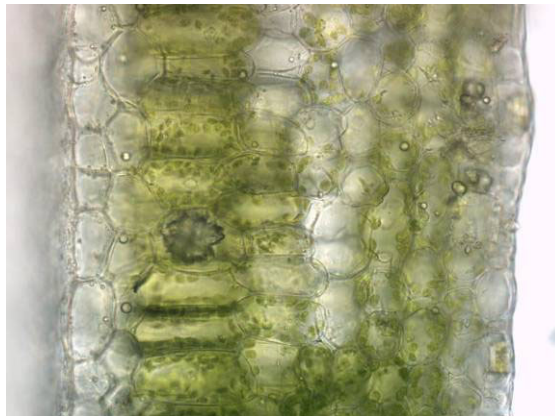


Abb. 6-14: Querschnitt durch ein ergrüntes Blatt von *P. paniculata* 'Variegata': Die chlorophylldefekten Mesophyllzellen unterhalb des farblosen Hypoderms sind ergrünt. (280fach)



Abb. 6-15: *Corynocarpus laevigatus* 'Judandra' (GGW) mit unmaskierten und maskierten Blättern mit scheinbar makulatem Muster.

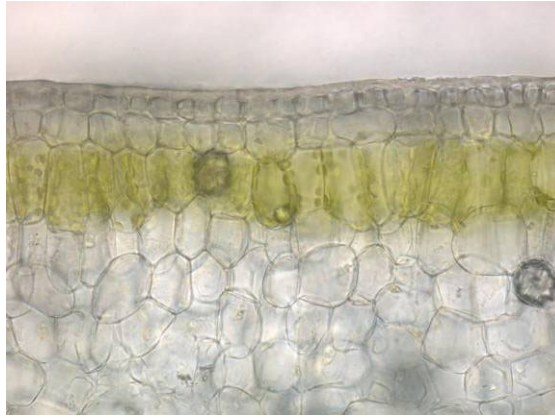


Abb. 6-16: Querschnitt durch einen leicht maskierten Bereich von *C. laevigatus* 'Judandra': An der Blattoberseite befindet sich unterhalb des farblosen Hypoderms eine Schicht grüner Zellen. (280fach)

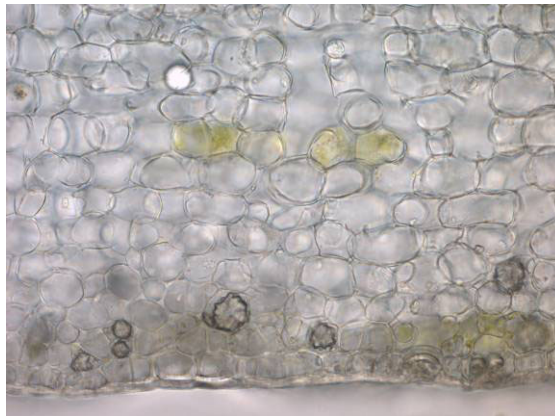


Abb. 6-17: Querschnitt durch einen scheinbar makulaten Bereich von *C. laevigatus* 'Judandra': Innerhalb des chlorophylldefekten Mesophylls liegen mehrere chlorophylldefekte, gelbgrüne Zellen. Über der unteren Epidermis liegt eine Reihe grüner Zellen. (280fach)



Abb. 6-18: Querschnitt durch einen scheinbar makulaten Randbereich von *C. laevigatus* 'Variegata' (GWG): Unterhalb des farblosen Hypoderms liegen L2-bürtige chlorophylldefekte, gelbgrüne und weiße Zellen nebeneinander. (280fach)

6.6 *Corynocarpus laevigatus* 'Judandra'

6.6.1 Blattmusterbeschreibung

Die Blätter von *Corynocarpus laevigatus* 'Judandra' haben einen grünen Rand, der ein weißes Binnenfeld, das einen leicht grünlichen Schimmer hat, umschließt. Im unmaskierten Binnenfeld treten unregelmäßige, scheinbar makulate grüne Flecken auf, die denen der Weißrandform 'Variegata' im weißen Randbereich ähneln (siehe Abb. 5-3 und Abb. 6-15).

6.6.2 Unmaskiertes Binnenfeld

Auf der Blattoberseite befindet sich unterhalb der Epidermis ein mindestens einschichtiges, manchmal auch zweischichtiges farbloses Hypoderm. Im Anschluss an das Hypoderm folgt chlorophylldefektes Mesophyll, das in Palisaden- und Schwammparenchym unterschieden werden kann. Daran schließt sich ein mindestens einschichtiges, grünes Schwammparenchym an. Auf der Blattunterseite befindet sich kein Wassergewebe. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

6.6.3 Musteranalyse

Für die Musteranalyse an 'Judandra' wurden ein grüner Spross von 'Judandra' und die Weißrandform 'Variegata' zu Hilfe genommen (siehe Abb. 5-3).

Grünes Blatt

An der Blattoberseite folgt auf die Epidermis mindestens eine farblose Hypodermis. Stellenweise liegt das Hypoderm zweischichtig vor, wird aber von grünen Palisadenzellen unterbrochen. Das grüne Mesophyll reicht bis an die untere Epidermis. An der Blattunterseite ist kein Hypoderm vorhanden. In den Schließzellen sind Chloroplasten enthalten.

Weißrandform 'Variegata'

Unterhalb der oberen Epidermis sind zwei durchgehende Hypodermis-schichten zu erkennen. Darauf folgen je zwei Reihen grüner Palisadenzellen und grünen Schwammparenchyms. Über der unteren Epidermis liegen drei Reihen chlorophylldefekten Schwammparenchyms. In den Schließzellen sind Chloroplasten enthalten.

Aufbau des Scheitels

Der Aufbau des Scheitels kann wie bei *Schefflera arboricola* auf der Blattunterseite abgelesen werden, da das Hypoderm nur oberseitig ausgebildet wird. Die L1-bürtige Epidermis ist für beide untersuchten variegaten Formen idiosynchron grün, da Chloroplasten in den Schließzellen zu sehen sind. Die auf die untere Epidermis folgende Schicht ist unabhängig von der L1-bürtigen Epidermis, da sie in der Weißrandform chlorophylldefekt ist. Das Binnenmesophyll weist wiederum einen anderen Genotyp auf als die L2-bürtige Schicht und kann daher ebenfalls als einer dritten unabhängigen Scheitelschicht entsprungen festgestellt werden. Somit kann für die Weißkernform 'Judandra' von einer Schichtung

GGW ausgegangen werden. Eine Schichtung GWW ist nicht denkbar, da immer eine grüne Schicht über der unteren Epidermis liegt (siehe Abb. 6-17). Für die Weißrandform 'Variegata' kann eine Schichtung von GWG abgeleitet werden.

Dass es sich bei der farblosen Subepidermalen um ein L2-bürtiges Hypoderm handelt, kann im unmaskierten Binnenfeld der Weißkernform 'Judandra' abgelesen werden. Zwischen der farblosen Subepidermalen und dem chlorophylldefekten Mesophyll lässt sich keine phänotypisch grüne Mesophyllschicht erkennen. Das phänotypisch farblose Hypoderm ist idiotypisch grün. Wäre die Subepidermale L1-bürtig, müsste an dieser Stelle eine phänotypisch grüne Schicht erkennbar sein.

6.6.4 Maskiertes Binnenfeld

Zwischen Hypoderm und chlorophylldefektem Mesophyll liegen ein bis zwei Schichten grüner Zellen, die palisaden- und hypodermähnlich aussehen (siehe Abb. 6-16). Auf der Blattunterseite können dementsprechend zwei oder mehr grüne Mesophyllschichten ausgebildet sein. Je mehr grüne Schichten im Blattquerschnitt zu sehen sind, umso dunkler ist der Grünton der Blätter. Es liegt kein von grünen Zellen unterbrochenes Hypoderm wie bei *Schefflera arboricola* 'Gold Capella' vor.

6.6.5 Ergrünende chlorophylldefekte Zellen

Die Weißrandform 'Variegata' (siehe Abb. 5-3) zeigt in ihrem weißen, L2-bürtigen Rand unregelmäßige grüne Flecken, die auch im weißen Binnenfeld der Weißkernform 'Judandra' auftreten (siehe Abb. 6-15). Unterhalb des Hypoderms liegen im weißen Rand von 'Variegata' Zellreihen mit gelbgrünen Plastiden, die sich in ihrer Färbung und Größe von denen des grünen L3-bürtigen Mesophylls unterscheiden (siehe Abb. 6-18). Im chlorophylldefekten Binnenfeld von 'Judandra' treten ähnliche gelbgrüne Plastiden in kleineren oder größeren Inseln auf, die keinen Kontakt zum grünen L2-bürtigen Mesophyll haben (siehe Abb. 6-17).

Der Chlorophylldefekt der beiden Chimären scheint derart ausgebildet zu sein, dass die Plastiden in der Lage sind zu ergrünen. Es hat den Anschein, als würde das scheinbar makulate Muster bei beiden variegaten *Corynocarpus laevigatus*-Formen eher durch ergrünungsfähige chlorophylldefekte Zellen ausgelöst als durch grüne Mesophyllzellen zwischen Hypoderm und chlorophylldefektem Gewebe.

6.7 *Clusia major* 'Variegata'

6.7.1 Blattmusterbeschreibung

Das Blatt von *Clusia major* 'Variegata' hat einen grünen Rand und ein weißes, unmaskiertes Binnenfeld (siehe Abb. 6-19). Im Bereich des Binnenfeldes treten scheinbar makulate Muster auf, die untersucht wurden.

6.7.2 Unmaskiertes Binnenfeld

Im Anschluss an die obere Epidermis folgen mindestens vier Schichten farblosen, kollenchymatischen Hypoderms (siehe Abb. 6-20). Die ersten beiden Zellreihen ähneln den Epidermiszellen, die Zellen der dritten Reihe sind größer. Eine fünfte Hypodermis ist nicht vollständig ausgebildet und wird von chlorophylldefekten Palisadenzellen unterbrochen. Darauf folgen zwei Palisadenschichten, die idiotypisch chlorophylldefekt sind. Das chlorophylldefekte Gewebe reicht bis an mindestens drei grüne Schwammparenchymschichten, die über der unterseitigen Hypodermis liegen (siehe Abb. 6-21). In Bereichen dunkleren Grüns auf der Blattunterseite sind auch fünf grüne Schwammparenchymschichten vorhanden. Die Zellen der unteren Hypodermis enthalten in Schließzellennähe Chloroplasten (siehe Abb. 6-22). In den Schließzellen sind Chloroplasten.

6.7.3 Musteranalyse

Grünes Blatt

Im Anschluss an die obere Epidermis folgt ein mindestens einschichtiges Hypoderm, dessen Zellen den Epidermiszellen ähneln: klein und kollenchymatisch (siehe Abb. 6-24). Eine zweite Hypodermis ist nicht durchgehend. Ihre Zellen zeigen das typische Aussehen eines Wassergewebes: groß und dünnwandig. Sie wird von grünen Palisadenzellen unterbrochen. Die Sorte 'Princess' zeigt eine zweite durchgehende Wassergewebsschicht, deren Zellen perikline Teilungswände aufweisen. Die Blätter aus dem Botanischen Garten Berlin-Dahlem besitzen auf der Blattunterseite eine farblose wassergewebsähnliche Schicht, die in der Nähe von Schließzellen Chloroplasten beinhalten. Bei der Sorte 'Princess' konnte eine solche hypodermale Schicht nicht gesehen werden. Hier war die Schicht, die auf die untere Epidermis folgt, durchgehend grün.

Aufbau des Scheitels

Die L1 ist idiotypisch grün, denn in den Schließzellen sind Chloroplasten vorhanden. Die Subepidermale ist sowohl auf der Blattoberseite als auch auf der Blattunterseite farblos. Auf der Blattunterseite enthalten die Hypodermzellen in der Nähe der Schließzellen Chloroplasten (siehe Abb. 6-22), so dass für die L2 ein grüner Genotyp geschlossen werden kann. Das chlorophylldefekte Binnenmesophyll reicht bis an drei grüne Schichten oberhalb des unteren Hypoderms. Die Hypodermzellen in der Nähe der Schließzellen enthalten Chloroplasten. Der Scheitel ist wie bei anderen Dikotylen aus mindestens drei voneinander unabhängigen Schichten aufgebaut, wobei L1 und

L2 grün sind und L3 chlorophylldefekt ist. 'Variegata' hat eine Scheitelkonstitution von GGW: Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Das chlorophylldefekte Binnenfeld ist L3-bürtig (W). Die L2-bürtige Schicht ist grün (G).

Die farblose Subepidermale lässt sich als L2-bürtig einstufen. Auf das Wassergewebe der Weißkernform folgt chlorophylldefektes Binnenmesophyll. Im unmaskierten Binnenfeld ist keine phänotypisch grüne Schicht erkennbar, die zwischen Wassergewebe und chlorophylldefektem Gewebe liegt. Somit muss das phänotypisch farblose Wassergewebe ein Hypoderm sein, das idiotypisch grün und L2-bürtig ist. Wäre das Wassergewebe eine L1-bürtige multiseriate Epidermis, müsste hier eine phänotypisch grüne Schicht erkennbar sein.

Die Mehrschichtigkeit des Hypoderms an der Blattoberseite und des grünen Mesophylls an der Blattunterseite bedeuten nicht unbedingt, dass sich die L2-bürtige Schicht verdoppelt hat. Da das mindestens vierschichtige Hypoderm nicht nur im Randbereich (darunter liegen statt chlorophylldefekter grüne Zellen), sondern auch im Binnenfeld auftritt, ist nicht auszuschließen, dass wie bei *Schefflera arboricola* 'Gold Capella' noch eine weitere grüne unabhängige Scheitelschicht am Blattaufbau beteiligt ist. Diese L3-bürtige Schicht würde wie bei 'Gold Capella' an der Blattoberseite ein farbloses Hypoderm und an der Blattunterseite grünes Mesophyll ausbilden. Es ist möglich, dass bei der Weißkernform 'Variegata' wie bei *Schefflera arboricola* 'Gold Capella' eine GGGW-Schichtung vorliegt.

6.7.4 Maskiertes Binnenfeld

Im Binnenfeld von 'Variegata' treten stellenweise makulate Mosaik und Maskierungen auf (siehe Abb. 6-19). In Abb. 6-23 ist zu sehen, dass die unvollständig ausgebildete, fünfte Hypodermis Schicht von Bereichen grüner Palisadenzellen unterbrochen wird, die über kürzere oder längere Strecken gehen können. An diese wechselnde Schicht schließt sich chlorophylldefektes Mesophyll an. Die kleineren grünen Bereiche scheinen die feine Scheckung hervorzurufen.



Abb. 6-19: Blatt von *Clusia major* 'Variegata' (GGW) mit scheinbar makulaten Teilmaskierungen im Binnenfeld.

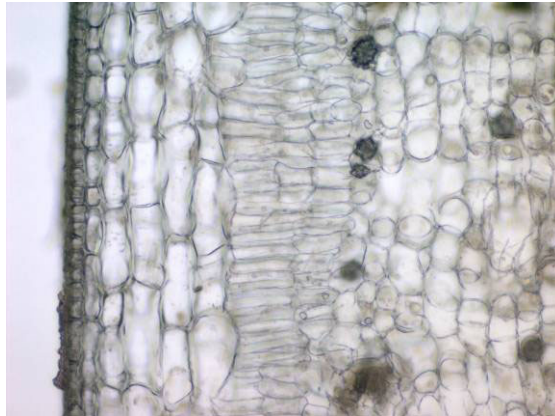


Abb. 6-20: Querschnitt an der Blattoberseite im unmaskierten Binnenfeld von *C. major* 'Variegata': Unter der oberen Epidermis liegen vier bis fünf Hypodermis-schichten. (130fach)

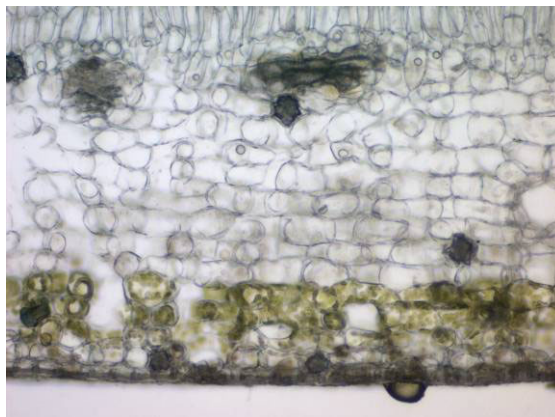


Abb. 6-21: Querschnitt an der Blattunterseite im unmaskierten Binnenfeld von *C. major* 'Variegata': Unterhalb des chlorophylldefekten Gewebes liegen vier grüne Schichten. (130fach)



Abb. 6-22: Querschnitt an der Blattunterseite von *C. major* 'Variegata': Im Anschluss an die untere Epidermis liegt eine Hypodermis, die in der Nähe der Schließzellen Chloroplasten enthält. (550fach)

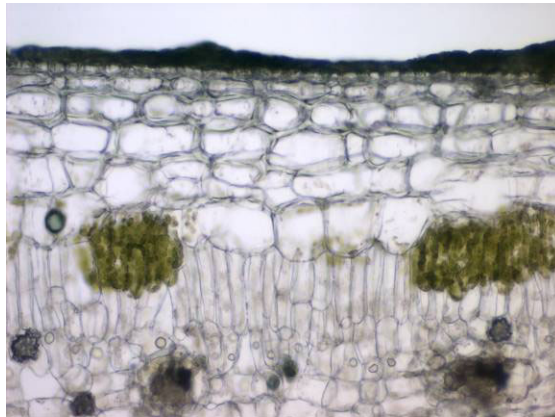


Abb. 6-23: Querschnitt an der Blattoberseite in einem leicht makulaten Bereich eines Blattes von *C. major* 'Variegata': Zwischen den chlorophylldefekten Palisadenzellen liegen Inseln grüner Zellen. (130fach)



Abb. 6-24: Querschnitt durch ein grünes Blatt von *C. major* vom Berliner Standort: Es sind weniger Hypodermis-schichten ausgebildet als bei 'Variegata'. (280fach)

6.8 *Crassula ovata* (Weißkernform)

6.8.1 Blattmusterbeschreibung

Die Blätter der Weißkernform von *Crassula ovata* haben einen breiten grünen Rand und ein weißes Binnenfeld, das eine grüne, scheinbar makulate Streifung aufweist (siehe Abb. 6-25). Die Weißrandform besitzt einen schmalen weißen Rand und ein grünes, unmaskiertes Binnenfeld, das eine feine, weiße Streifung zeigt (siehe Abb. 5-5).

6.8.2 Unmaskiertes Binnenfeld

Unterhalb der oberen Epidermis liegt eine farblose Hypodermis (siehe Abb. 6-26). Daran schließt sich chlorophylldefektes Mesophyll an, das bis an eine untere farblose Hypodermis reicht. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

6.8.3 Musteranalyse

Grüne Form

Auf der Blattober- und -unterseite folgt auf die Epidermis eine farblose Hypodermis (siehe Abb. 6-28). Zwischen beiden Hypodermis-Schichten liegt grünes Binnenmesophyll, das aus großen Mesophyllzellen besteht. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Weißrandform

Im unmaskierten Binnenfeld der Weißrandform befindet sich unterhalb der oberen Epidermis eine farblose Hypodermis (siehe Abb. 6-29). Das grüne Binnenmesophyll reicht bis an die untere farblose Hypodermis heran. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Aufbau des Scheitels

Die L1-bürtige Epidermis ist bei allen drei untersuchten Formen idiosyncratisch grün, da Chloroplasten in den Schließzellen vorhanden sind. Die grüne Form zeigt deutlich ein farbloses Hypoderm in der Subepidermalen. In der Weißrandform reicht das grüne Mesophyll bis an das Hypoderm heran. Zwischen Hypoderm und grünem Mesophyll befinden sich keine chlorophylldefekten Zellen. Daraus kann abgeleitet werden, dass das Hypoderm der chlorophylldefekten L2 entspringt. Für die Weißrandform kann die Scheitelkonstitution GWG angenommen werden. In der Weißkernform liegen zwischen chlorophylldefektem Mesophyll und farblosem Hypoderm keine grünen Zellen. Die grüne Schicht muss in der Subepidermalen liegen, die ihren Genotyp nicht anzeigt. Die Konstitution kann als GGW angenommen werden.

Dass es sich bei der farblosen Subepidermalen um ein L2-bürtiges Hypoderm handelt, kann im unmaskierten Binnenfeld der Weißkernform abgelesen werden. Zwischen der farblosen Subepidermalen und dem chlorophylldefekten Mesophyll lässt sich keine phänotypisch grüne Mesophyllschicht erkennen. Das phänotypisch farblose Hypoderm ist idiotypisch grün. Wäre die Subepidermale L1-bürtig, müsste an dieser Stelle eine phänotypisch grüne Schicht erkennbar sein.

6.8.4 Maskiertes Binnenfeld

Die Weißkernblätter zeigen sowohl an der Oberseite als auch auf der Unterseite eine streifige Maskierung des Binnenfeldes. Im Bereich grüner Streifen ragen auf der Blattunterseite öfter grüne Zellen ins chlorophylldefekte Mesophyll. In Abb. 6-27 ist gut zu erkennen, dass die Zellen direkt untereinanderliegen, so dass davon ausgegangen werden kann, dass sie durch perikline Teilungen entstanden sind. Auf der Blattunterseite reichen die grünen Zellen besonders weit in das chlorophylldefekte Mesophyll hinein.



Abb. 6-25: Weißkernform von *Crassula ovata* (WK) mit streifiger, scheinbar makulater Maskierung des Binnenfeldes.

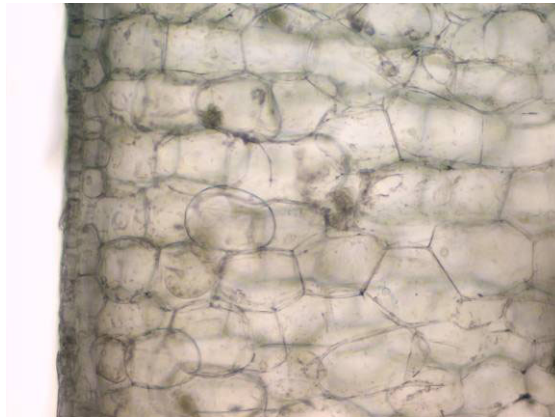


Abb. 6-26: Querschnitt im unmaskierten Binnenfeld von *C. ovata* (WK): Unterhalb der oberen Epidermis liegt ein farbloses Hypoderm. (130fach)

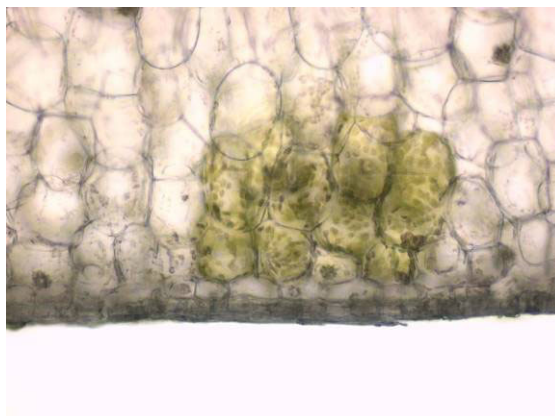


Abb. 6-27: Querschnitt durch das maskierte Binnenfeld von *C. ovata* (WK): Auf der Blattunterseite folgt auf das farblose Hypoderm ein Bereich mit grünen Zellen. (130fach)

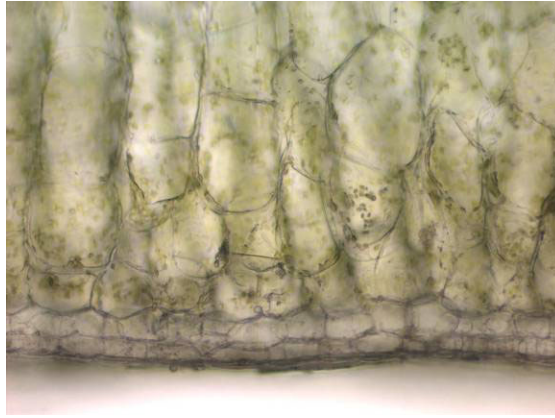


Abb. 6-28: Querschnitt durch das Blatt einer grünen Form von *C. ovata*: Auf der Blattunterseite folgt auf die Epidermis ein farbloses Hypoderm. (130fach)

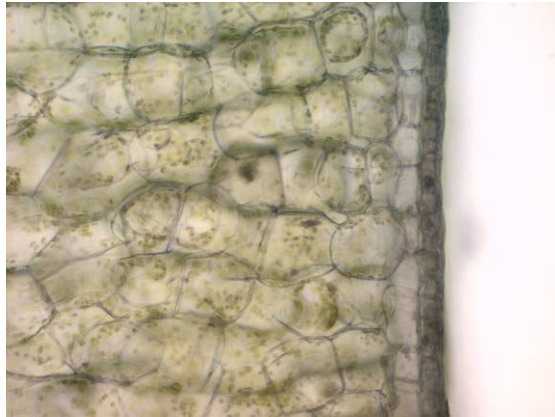


Abb. 6-29: Querschnitt an der Blattunterseite eines unmaskierten Blattes von *C. ovata* (WR): Das grüne Mesophyll reicht bis das farblose Hypoderm heran. (130fach)

6.9 Verschiedene Formen der Maskierung von unmaskierten Binnenfeldern

Bei der vergleichenden Untersuchung von Weißkernblättern mit unmaskierten und maskierten Binnenfeldern konnte festgestellt werden, dass die maskierenden Zellen in verschiedenen Bereichen gebildet werden.

6.9.1 Perikline Teilungen der hypodermbildenden Schicht

Die Weißkernformen *Schefflera arboricola* 'Gold Capella', *Clusia major* 'Variegata' und *Crassula ovata* (WK) zeigen in Binnenfeldern mit scheinbar makulatem Muster eine oder mehrere grüne Zellen zwischen dem farblosen Hypoderm und dem chlorophylldefekten Mesophyll. Allen ist gleich, dass das L2- bzw. bei 'Gold Capella' L3-bürtige Hypoderm idiotypisch grün und das L3- bzw. L4-bürtige Mesophyll chlorophylldefekt sind. Die grünen Zellen können demnach nur durch perikline Teilungen der L2- bzw. L3-bürtigen Schicht von dieser abstammen. Sie sind als Mesophyll- oder Hypodermzellen differenziert (siehe Abb. 6-3 und Abb. 6-23).

Bei *Corynocarpus laevigatus* 'Judandra' tritt eine weitere Zellenform auf: die hypodermähnlichen Zellen. Diese sehen den Hypodermzellen ähnlich und führen Chloroplasten (siehe Abb. 6-16). Sie können auch über längere Strecken im unmaskierten Binnenfeld auftreten und diesem einen gelbgrünen Schimmer verleihen.

Schefflera arboricola 'Gerda' zeigt perikline Teilungen der L2-bürtigen, idiotypisch grünen Hypodermis in einem adaxialen Blatt (siehe Abb. 6-5 und Abb. 6-6). Hierbei sind die Zellen an einigen Stellen als grüne Palisadenzellen anstelle von farblosen Hypodermzellen differenziert.

Bei *Crassula ovata* treten perikline Teilungen der L2-bürtigen Schicht auch auf der Blattunterseite auf (siehe Abb. 6-27). Dies zeigt sich makroskopisch an einem grünen Schimmer eines weißen Feldes.

Scheinbar makulat erscheinende Muster werden durch einen Wechsel von farblosen und grünen Zellen verursacht. Eine gleichmäßige Grünfärbung wie bei *Corynocarpus laevigatus* 'Judandra' wird durch über längere Bereiche gehende grüne Palisadenzellen oder hypodermähnlichen Zellen bewirkt.

6.9.2 Grüne Zellen anstelle des Hypoderms

Bei den beiden Weißkernformen *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' und *Polyscias paniculata* 'Variegata' entstehen die grünen Zellen nicht durch perikline Teilungen des Hypoderms, sondern anstelle des Hypoderms zwischen Epidermis und L3-bürtigen Palisadenzellen (siehe Abb. 6-9 und Abb. 6-13). Die L2-bürtige, idiotypisch grüne Schicht scheint in der Lage zu sein, sowohl farblose Hypodermzellen als auch grüne hypodermähnliche Zellen und Palisadenzellen zu differenzieren. Diese Zelltypen treten zum Teil im Wechsel miteinander auf.

Polyscias scutellaria 'Balfourii' und *Polyscias paniculata* 'Variegata' zeigen in leicht maskierten Blättern hypodermähnliche Zellen (siehe Abb. 6-13), die die Hypodermis unterbrechen. In stark maskierten Blättern werden die grünen Palisadenzellen von farblosen Hypodermiszellen unterbrochen.

6.9.3 Maskierung durch ergrünende chlorophylldefekte Zellen

Corynocarpus laevigatus 'Judandra' und 'Variegata' zeigen in den weißen Bereichen ihrer Blätter eine scheinbar makulate Musterung durch grüne Flecken. Diese Flecken werden offenbar durch chlorophylldefekte Zellen hervorgerufen, die fähig sind zu ergrünen (siehe Abb. 6-17 und Abb. 6-18). Diese ergrünenden Zellen können einzeln oder in Verbänden auftreten. Es hat den Anschein, als ob die Maskierung bei *Corynocarpus laevigatus* nicht – wie bei *Clusia major* 'Variegata' und *Schefflera arboricola* 'Gold Capella' – durch grüne Mesophyllzellen, sondern durch chlorophylldefekte, gelbgrüne Mesophyllzellen verursacht wird.

6.9.4 Maskierung bei L4-Beteiligung

Bei *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' kommt es durch die Beteiligung der grünen L4-Komponente am Blattaufbau zu einer Maskierung der grünen L4-bürtigen Zellen. Zwischen dem farblosen Hypoderm und dem grünen Mesophyll liegen chlorophylldefekte Mesophyllzellen, die die Maskierung bewirken, obwohl das Hypoderm farblos ist (siehe Abb. 6-10).

Es können demnach auch dann Maskierungen auftreten, wenn weder perikline Teilungen der L2-bürtigen Schicht noch ein Ergrünen der Hypodermiszellen vorliegen. Farblich verschiedene L3- und L4-bürtige Schichten rufen Maskierungen hervor.

6.9.5 Definition Maske und Sekundärmuster

Grundlagen

Durch die vergleichenden Untersuchungen an Weißkernformen mit unmaskiertem Binnenfeld ist aufgefallen, dass scheinbar makulate Bereiche nicht immer auf die gleiche Weise entstehen, sondern verschiedene Entstehungsorte haben. Beide Formen wirken maskierend auf das darunterliegende, chlorophylldefekte Mesophyll. Wie können Sekundärmuster und Masken definiert werden?

Nach BERGANN & BERGANN (1983b) handelt es sich bei Sekundärmustern um lokal begrenzte Verdopplungen einer Schicht, die in benachbarte Zelllagen gelangen. Diese Verdopplungen sind dann makroskopisch als kontrastfarbige Flecken oder Streifen sichtbar. Dabei können die Duplikationen bereits im Scheitel oder erst im sehr jungen Blatt entstehen. Eine Maske ist dagegen eine farbgebende Schicht, die über einem andersfarbigen Mesophyll liegt. Solche Masken treten regelmäßig bei Weißkernformen auf, die kein Hypoderm ausbilden. Ist ein Hypoderm vorhanden, wird von einem unmaskierten Binnenfeld gesprochen. Die eigentlich maskierende Schicht über dem Mesophyll ist phänotypisch farblos (BERGANN & BERGANN, 1983b).

Sekundärmuster

Grüne Zellen entstehen aus einer lokal begrenzten Verdopplung einer idiosyncratisch grünen Schicht im Bereich des scheinbar makulaten Bereiches. Sie liegen zwischen farblosem Hypoderm und chlorophylldefektem Mesophyll. Für die Weißkernformen *Schefflera arboricola* 'Gold Capella' und *Clusia major* 'Variegata' kann festgestellt werden, dass es sich bei den grünen Zellen um durch perikline Teilungen entstandene Sekundärmuster handelt, wie BERGANN & BERGANN (1983b) sie beschreiben.

Es bleibt die Frage, ob die Fähigkeit zu periklinen Teilungen der hypodermbildenden Schicht mit der Fähigkeit zur Bildung eines mehrschichtigen Hypoderms in Zusammenhang steht. *Schefflera arboricola* besitzt ein zweischichtiges Hypoderm, das von zwei voneinander unabhängigen Scheitelschichten abstammt. *Corynocarpus laevigatus* und *Clusia major* zeigen an der Blattoberseite ebenfalls ein mehrschichtiges Hypoderm, das wie bei *Schefflera arboricola* aus verschiedenen Scheitelschichten, aber auch durch perikline Teilungen der L2 hervorgehen könnte. *Polyscias scutellaria* und *Polyscias paniculata* zeigen dagegen keine Neigung zu einer mehrschichtigen Hypodermschicht.

Maske

Bei *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' und *Polyscias paniculata* 'Variegata' entstehen die grünen Zellen nicht durch perikline Teilungen einer Schicht. Die L2-bürtigen Zellen selbst haben die Fähigkeit zu ergrünen. Es entsteht eine partielle bis vollständige Maske, die das chlorophylldefekte Binnenfeld überdeckt. In der oberen Subepidermalen sind Übergangsformen von Hypodermzelle zu chlorophyllhaltiger, hypodermähnlicher Zelle und von dieser zur grünen Palisadenzelle zu sehen.

In beiden Fällen war zu beobachten, dass das Lichtangebot einen Einfluss auf die Ausprägung der Maskierung zu haben scheint.

Bedeutung der scheinbar makulate Bereiche

Zwischen den grünen Zellen, die aus den periklinen Teilungen einer Schicht hervorgehen wie bei *Schefflera arboricola* 'Gold Capella', und solchen grünen Zellen, die anstelle des Hypoderms entstehen wie bei *Polyscias scutellaria* 'Balfourii', besteht per definitionem ein Unterschied. In ersterem Fall kann der Begriff Sekundärmuster (BERGANN & BERGANN, 1983b) angewandt werden. In letzterem Fall handelt es sich um eine Maskierung im eigentlichen Sinne, da statt einer farblosen nun eine farbgebende Schicht vorhanden ist. Doch auch Sekundärmuster können als Maske aufgefasst werden, wenn man von einem maskierenden Bereich spricht und damit einen andersfarbigen Fleck oder Streifen meint. Schließlich sind die durch perikline Teilungen aus einer farblosen Schicht entstandenen grünen Zellen ebenfalls eine Maske, die nun zutage tritt.

6.10 Ergrünen von Zellen

6.10.1 Ergrünen chlorophyllintakter Zellen

Bei *Polyscias paniculata* 'Variegata' kann ein deutlicher Unterschied beim Ergrünen von farblosen und chlorophylldefekten Zellen wahrgenommen werden. Die stark maskierten Blätter zeigen ein Ergrünen der phänotypisch farblosen, aber idiotypisch grünen L2-bürtigen Schicht (siehe Abb. 6-13). Die Fähigkeit zur Ausbildung von Chloroplasten ist vorhanden. Die Hypodermiszellen können nicht nur die Form von hypodermähnlichen, grünen Zellen annehmen, sondern auch die von Palisadenzellen. Diese Art des Ergrünerens ist im Zusammenhang mit den durchgeführten Untersuchungen auch an anderen Weißkernformen mit teilweise maskierten Blättern wie *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' und *Corynocarpus laevigatus* 'Judandra' aufgefallen.

Es kann angenommen werden, dass einzelne Hypodermiszellen zu hypodermähnlichen Zellen umgewandelt werden können, indem sich in den Zellen vorhandene Proplastiden zu Chloroplasten entwickeln. Es findet keine Verdrängung des Hypoderms bei verändertem Lichtangebot statt, ebenso ist auch eine spätere Differenzierung von Hypodermiszellen bei erhöhtem Lichtangebot unwahrscheinlich. Die Modifikation muss schon während der Knospenbildung oder eher stattfinden (KAUSSMANN & SCHIEWER, 1989).

6.10.2 Ergrünen chlorophylldefekter Zellen

Die grün erscheinenden Blätter von *Polyscias paniculata* 'Variegata' geben ein völlig anderes Bild des Ergrünerens wieder: Die phänotypisch farblose, aber idiotypisch grüne L2-bürtige Hypodermis schicht bleibt farblos. Dagegen erscheinen die idiotypisch und phänotypisch chlorophylldefekten L3-bürtigen Zellen grün (siehe Abb. 6-14).

Auch bei den beiden untersuchten variegaten Formen von *Corynocarpus laevigatus*, 'Judandra' und 'Variegata', konnte ein Ergrünen der chlorophylldefekten Komponente festgestellt werden (siehe Abb. 6-17 und Abb. 6-18).

In einem genotypisch chlorophylldefekten Gewebe werden Chloroplasten ausgebildet. Es liegt vermutlich ein Chlorophylldefekt vor, der unter bestimmten Umständen die Entwicklung von Chloroplasten zulässt (KIRK & TILNEY-BASSETT, 1967). Im Fall von *Corynocarpus laevigatus* scheint die chlorophylldefekte, aber ergrünungsfähige Komponente auch die scheinbar makulaten Muster zu bewirken.

7 Vergleichende Musteranalyse für zwei "peculiar chimeras"

7.1 Einführung

In Kap. 2.3 und 2.4 wurde bereits geklärt, dass die Anwesenheit eines beidseitig ausgebildeten Hypoderms keine Schwierigkeiten mehr bereitet, die Konstitution desselben zu bestimmen. Trotzdem gab es zwei Untersuchungsobjekte, variegated Formen von *Strelitzia reginae* und *Pandanus veitchii*, die bei einer Musteranalyse Fragen aufwarfen, wie es die "peculiar chimeras" (CHITTENDEN, 1927) taten.

Bei der vergleichenden Musteranalyse werden variegated Periklinalchimären mit ähnlichen Mustern, deren Scheitelkonstitution bekannt ist, mit den zu untersuchenden Formen verglichen. So kann auf die Scheitelkonstitution der unbekannten Formen geschlossen werden.

7.2 *Strelitzia reginae*

7.2.1 Blattmusterbeschreibung

Das variegated Blatt von *Strelitzia reginae* zeigt weiße und grüne Felder, die von der Blattmitte bis zum Blattrand verlaufen. Die verschieden gefärbten Felder können maskiert oder unmaskiert sein. Die Felder können von der Blattoberseite bis zur Blattunterseite reichen oder auf der Blattunterseite eine andere Färbung aufweisen. An wenigen Stellen reichen die weißen Felder nicht bis zum Rand, sondern werden von grünem Gewebe umschlossen (siehe Abb. 7-1 und Abb. 7-2).

In ihrer Form und Musterung ähneln die Blätter von *Strelitzia reginae* denen von *Musa × paradisiaca* L. 'Vittata', *Ctenanthe lubbersiana* (E. Morren) Eichler ex Petersen 'Variegata' und *Ctenanthe oppenheimiana* (E. Morren) K. Schum. 'Tricolor'.

7.2.2 Unmaskierte Felder

Auf die obere Epidermis folgt ein mindestens dreischichtiges, farbloses Hypoderm. Daran schließen sich in den weißen bzw. grünen unmaskierten Feldern chlorophylldefekte (vgl. Abb. 7-3, rechts) bzw. grüne Gewebeschichten an, die bis an das untere einschichtige Hypoderm heranreichen. An der Blattoberseite können stellenweise bis zu vier Hypodermsschichten ausgebildet sein. Die Schließzellen enthalten sowohl in den weißen als auch in den grünen Spreitenbereichen Chloroplasten.

7.2.3 Musteranalyse

Problematisierung

Die Musteranalyse und damit auch die Feststellung des Scheitelaufbaus wird zum einen durch die Anwesenheit eines beidseitigen Hypoderms und zum anderen durch die Tatsache erschwert, dass sich in unmaskierten Bereichen nur eine Farbgebung, entweder chlorophylldefekt oder grün, erkennen lässt. Somit gibt es keinen Aufschluss über die Konstitution des Hypoderms. Sicher ist nur, dass die L1 idiotypisch grün ist. Daher sollen mehrere Ansätze zur Lösung verfolgt werden.

Grünes Blatt

In Abb. 7-4 ist zu erkennen, dass an der Blattoberseite ein drei- bis vierschichtiges Hypoderm liegt. Die Zellen der ersten drei Hypodermsschichten vergrößern ihr Volumen nach innen. Die vierte Hypodermsschicht ist in ihrem Zellvolumen der ersten Hypodermsschicht ähnlich. An der Blattunterseite ist das Hypoderm einschichtig. In den Bereichen der Schließzellen ist es unterbrochen. Das Blatt ist äquifazial aufgebaut. An der Blattunterseite befinden sich wie an der Oberseite zwei Reihen Palisadenzellen. Zwischen den Palisadenreihen liegt ein mehrschichtiges Schwammparenchym. Die Schließzellen sind leicht in das Blattgewebe eingesenkt, so dass die Nebenzellen Kontakt zum Hypoderm haben (siehe Abb. 7-5). Einige Hypodermzellen in der Nähe der Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Zuhilfenahme der maskierten Felder

In einem scheinbar makulaten Bereich in einem weißen Feld (siehe Abb. 7-2) wird die vierte Hypodermsschicht auf der Blattoberseite stellenweise von grünen Palisadenzellen unterbrochen. Im Anschluss an diese durchbrochene Schicht reicht chlorophylldefektes Mesophyll bis an die untere Hypodermsschicht (siehe Abb. 7-3).

In grün schimmernden Bereichen ist die Blattunterseite grün. Im Querschnitt liegen auf der Blattunterseite über der farblosen Hypodermsschicht über längere Strecken grüne Palisadenzellen.

Diese beiden Maskierungen deuten auf eine Verdopplung der L2-bürtigen Schicht und damit auf eine grüne L2 hin.

In einem Bereich, in dem das weiße Gewebe einen Zapfen im grünen Gewebe bildet, erscheint die Übergangszone graugrün maskiert (siehe Abb. 7-2). Unter dem farblosen Hypoderm sind ein bis zwei chlorophylldefekte Palisadenschichten ausgebildet. Darunter liegt eine grüne Palisadenschicht. Das grüne Gewebe reicht bis an die untere Hypodermsschicht. Die chlorophylldefekte Palisadenschicht unterhalb der Hypodermsschicht deutet auf eine partielle Verdopplung des L2-bürtigen Hypoderms und damit auf eine chlorophylldefekte L2 hin.

Vergleich mit der Weißkernform *Ctenanthe lubbersiana* 'Variegata' (GGW)

BIELE (1992) und RODRIGUEZ (2002) zeigten, dass für *Ctenanthe lubbersiana* im Gegensatz zu anderen Monokotylen ein dreischichtiger Scheitel angenommen werden kann. Demnach kann die Schichtenbeteiligung am Blattaufbau wie bei dikotylen Blättern abgelesen werden. Für die Weißkernform 'Variegata' gilt dann: die L1, die die Epidermis bildet, beteiligt sich bei *Ctenanthe lubbersiana* und anderen *Marantaceae* nicht am Randmesophyll. Das ober- und unterseits ausgebildete einschichtige Hypoderm entstammt der L2 und bildet auch das grüne Randgewebe. Das chlorophylldefekte Binnenmesophyll wird von L3 gebildet (GGW). Die weißen Felder reichen nicht bis an den Rand des Blattes. In weißen Bereichen liegt zwischen dem oberen und dem unteren Hypoderm chlorophylldefektes Mesophyll (BIELE, 1992; RODRIGUEZ, 2002).

Vergleich mit der Weißrandform *Ctenanthe oppenheimiana* 'Tricolor' (GWG)

Ctenanthe oppenheimiana 'Tricolor' ist eine Weißrandform. Sie ähnelt im Muster *Ctenanthe lubbersiana* 'Variegata'. Erstere hat jedoch statt eines grünen einen weißen Rand. Ein Querschnitt im grünen Binnenfeld zeigt, dass nur grünes Mesophyll zwischen den beiden Hypodermis-schichten liegt. Im weißen Randbereich ist nur chlorophylldefektes Gewebe zwischen den Hypodermis-schichten vorhanden. Die Konstitution des Scheitels entspricht GWG: die L1-bürtige Epidermis ist grün (G), die L2-bürtigen Gewebe sind chlorophylldefekt (W) und das L3-bürtige Binnenmesophyll ist grün (G) (RODRIGUEZ, 2002).

Die Blätter von *Strelitzia reginae*, *Ctenanthe lubbersiana* 'Variegata' und *C. oppenheimiana* 'Tricolor' weisen äußerlich Ähnlichkeiten auf. Bei beiden ist die Blattnervatur bogig, in den Interkostalfeldern der Spreite rücken die Seitennerven aufgrund eines verstärkten Flächenwachstums bogenartig auseinander (KAUSSMANN & SCHIEWER, 1989; NATHO et al., 1990). Der Unterschied besteht darin, dass die chlorophylldefekten Felder der variegaten Form bei *Strelitzia reginae* bis auf wenige Ausnahmen (vgl. Abb. 7-2) bis an den Rand reichen, bei *Ctenanthe lubbersiana* 'Variegata' jedoch einen Kern mit einem regelmäßigen Rand bilden (BIELE, 1992; RODRIGUEZ, 2002).

Vergleich mit der Weißrandform *Musa × paradisiaca* 'Vittata' (GWG)

Musa × paradisiaca 'Vittata' zeigt ein Muster, das dem des variegaten Blattes von *Strelitzia reginae* sehr ähnelt: Weiße und grüne Bereiche reichen jeweils von der Blattmitte bis an den Rand. In wenigen Fällen umschließt ein weißer Rand ein grünes Binnenfeld, wie es auch bei *Strelitzia reginae* in einem Bereich zu sehen war. STEWART & DERMEN (1979) stellten für *Musa x paradisiaca* 'Vittata' einen dreischichtigen Scheitel der Konstitution GWG fest. Das L3-bürtige Mesophyll zeigt dabei eine variable Beteiligung am Blattrand.

Das Muster könnte als reziprok zu *Strelitzia reginae* gesehen werden, bei der ein Teilbereich mit einem grünen Rand und einem weißen Binnenfeld beobachtet werden konnte. Daraus könnte geschlossen werden, dass es sich bei der variegaten Form von *Strelitzia reginae* um eine GGW-Form handelt.

Aufbau des Scheitels

Mithilfe der Musteranalyse konnte festgestellt werden, dass der Scheitel von *Strelitzia reginae* aus mindestens drei voneinander unabhängigen Schichten besteht: L1, die die Epidermis bildet, L2, die das Hypoderm bildet und L3, die das Mesophyll bildet. Die Zuordnung der chlorophylldefekten Schicht zu L2 oder L3 ist nicht eindeutig möglich, da das chlorophylldefekte bzw. grüne Mesophyll sowohl im Binnenfeld als auch am Rand jeweils bis an das Hypoderm heranreicht.

In den maskierten Bereichen bestand immer eine Verbindung des maskierenden grünen Gewebes entweder zum ober- oder zum unterseitigen Hypoderm. Bei den bisher untersuchten maskierten Binnenfeldern von Weißkernchimären konnte das grüne Gewebe im Anschluss an das Hypoderm der L2-bürtigen, grünen Schicht zugeordnet werden.

Der nicht bis an den Rand ragende weiße Streifen im Blatt von *Strelitzia reginae* (siehe Abb. 7-2) ähnelt den Mustern von *Musa × paradisiaca* 'Vittata', *Ctenanthe lubbersiana* 'Variegata' und *Ctenanthe oppenheimiana* 'Tricolor'. Das scheint darauf hinzudeuten, dass L2 grün und L3 chlorophylldefekt ist.

Für den Fall der vorliegenden variegaten Form von *Strelitzia reginae* kann demzufolge angenommen werden, dass es sich um eine Weißkernchimäre mit der Konstitution GGW handelt: die L1 ist grün (G), die L2 ist grün (G) und die L3 ist chlorophylldefekt (W).

Bei dem Wassergewebe handelt es sich um ein L2-bürtiges Hypoderm. Wie schon für *Schefflera arboricola* und *Clusia major* 'Variegata' gezeigt werden konnte, ist es durchaus möglich, dass nur die erste Hypodermis Schicht von der grünen L2 abstammt und die übrigen Hypodermis Schichten durchaus der chlorophylldefekten L3 zugeordnet sein könnten (vgl. Kap. 6).



Abb. 7-1: Blätter einer variegaten Form von *Strelitzia reginae*.



Abb. 7-2: Nahaufnahme des scheinbar makulaten Bereichs in einem variegaten Blatt von *S. reginae*.

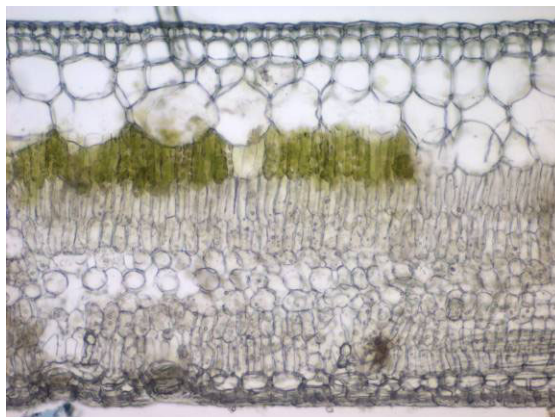


Abb. 7-3: Querschnitt durch einen scheinbar makulaten Bereich von *S. reginae*: Unterhalb eines dreischichtigen Hypoderms befindet sich eine Schicht, die teils als Hypoderm, teils als Mesophyll differenziert ist. (130fach)

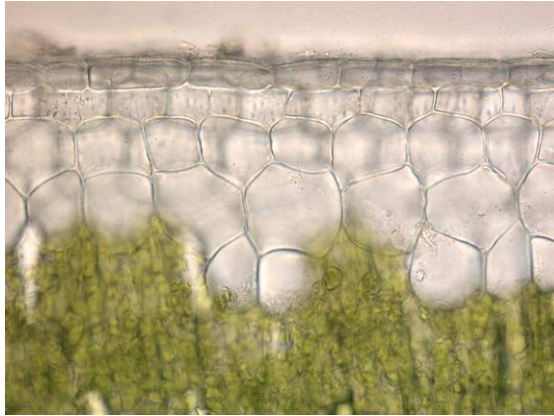


Abb. 7-4: Querschnitt durch das Blatt einer grünen Form von *S. reginae*: Unterhalb der oberen Epidermis liegt ein drei- bis vierschichtiges Hypoderm. (280fach)



Abb. 7-5: Querschnitt durch das Blatt einer grünen Form von *S. reginae*: Oberhalb der unteren Epidermis liegt ein einschichtiges Hypoderm, das im Bereich der Schließzellen unterbrochen ist. (550fach)

7.3 *Pandanus veitchii*

7.3.1 Blattmusterbeschreibung

Pandanus veitchii ist eine Weißrandform. Die Blätter haben einen weißen Rand und ein grünes Binnenfeld. Weiße Streifen können das Binnenfeld maskieren (siehe Abb. 7-7).

Die Form und Musterung der Blätter ähnelt Weißrandformen von *Chlorophytum comosum*, *Dracaena deremensis* Engl. und denen der *Bromeliaceae*.

7.3.2 Unmaskiertes Binnenfeld

Ein Querschnitt im unmaskierten Binnenfeld zeigt, dass auf die obere und die untere Epidermis ein mindestens zweischichtiges, farbloses Wassergewebe folgt (siehe Abb. 7-8). Das sich an die farblosen Schichten anschließende Mesophyll ist grün. Zwischen den grünen Mesophyllschichten liegen farblose, große Wasserspeicherzellen. Ein Flächenschnitt an der Blattunterseite zeigt, dass die Epidermiszellen und die Zellen des darunterliegenden Wassergewebes im rechten Winkel zueinander stehen. Die Schließzellen enthalten chlorophylldefekte Plastiden (siehe Abb. 7-9). Abb. 7-10 zeigt, dass die Zellen der zweiten Hypodermis auf der Blattunterseite in Schließzellennähe Chloroplasten enthalten.

7.3.3 Musteranalyse

Problematik

Die Musteranalyse für *Pandanus veitchii* wird dadurch erschwert, dass die Art nur als Weißrandform vorliegt. An der Blattober- und -unterseite liegt ein mindestens zweischichtiges Hypoderm vor, das eine Bestimmung der L2-bürtigen Schicht erschwert. STEWART & DERMEN (1979) nahmen eine Scheitelkonstitution von GWG an. Eine idiotypisch grüne L1 kann nicht bestätigt werden, da die Schließzellen junger Blätter chlorophylldefekte Plastiden enthalten. Makroskopisch gesehen handelt es sich um eine Weißrandform. Die Fragen, ob der Scheitel zwei- oder mehrschichtig ist und welche Konstitution das Hypoderm hat, müssen geklärt werden. Sicher ist, dass die L1 idiotypisch chlorophylldefekt und das Binnenmesophyll idiotypisch grün sind.

Vergleich mit einer Weißrandform von *Chlorophytum comosum* (WG)

Chlorophytum comosum besitzt einen zweischichtigen Scheitel. L1 beteiligt sich regelmäßig am Randmesophyll und bildet den weißen Rand und maskierende Streifen im Binnenfeld. Das grüne Mesophyll reicht bis an die Epidermis heran (POHLHEIM, 1984; BIELE, 1992). Ein Vergleich der Querschnitte von *Chlorophytum comosum* und *Pandanus veitchii* zeigt, dass ein zweischichtiger Scheitel für *Pandanus veitchii* ausgeschlossen werden kann. Reicht das grüne Gewebe bei *Chlorophytum comosum* im unmaskierten Binnenfeld bis an die chlorophylldefekte Epidermis, so liegen bei *Pandanus veitchii* zwei farblose Schichten zwischen grünem Gewebe und Epidermis.

Dass es sich bei dem farblosen Gewebe nicht um eine multiseriate Epidermis handelt, ist anhand von Querschnitten und Flächenschnitten an der Blattunterseite erkennbar. Die Subepidermale besitzt eine von der Epidermis verschiedene Teilungsrichtung (siehe Abb. 7-9). Im Querschnitt sind die Zellen der Epidermis kleiner als die der Subepidermalen.

Vergleich mit den Weißbrandformen von Bromeliengewächsen (GWG)

Bromelien besitzen einen dreischichtigen Scheitel. L1 bildet nur die Epidermis, während sich L2 am Randmesophyll beteiligt und maskierende Streifen im Binnenfeld bildet. Bromelien besitzen an der Blattoberseite ein mindestens zweischichtiges Hypoderm. Zwischen Epidermis und grünem Mesophyll liegen farblose Hypodermis-schichten. Die L2-bürtige Hypodermis-schicht ist idiotypisch chlorophylldefekt. Durch Verdopplungen kann sie chlorophylldefekte Zellen im grünen Mesophyll bilden. Eine Bestimmung der L2 ist durch das Randmesophyll und die Ringzellen möglich (vgl. BIELE, 1992). Das Randmesophyll von *Pandanus veitchii* ist chlorophylldefekt (siehe Abb. 7-12). Ringzellen, die den Idiotyp anzeigen, sind nicht vorhanden, doch enthält die zweite Hypodermis-schicht in Schließzellennähe chlorophyllhaltige Zellen (siehe **Fehler! Verweisquelle konnte nicht gefunden werden.**).

Vergleich mit Weißbrandformen von *Dracaena deremensis*

Am Blattaufbau von *Dracaena deremensis* beteiligen sich regelmäßig vier voneinander unabhängige Schichten. L1 bildet hier wie bei *Chlorophytum comosum* das Randmesophyll (POHLHEIM, 1982). Kann die chlorophylldefekte L1 bei *Pandanus veitchii* für den weißen Rand verantwortlich sein? Die erste Hypodermis-schicht und das Randmesophyll können nicht von L1 stammen. Das zeigen zum einen die verschiedene Teilungsrichtung der L1- und L2-bürtigen Zellen und die Maskierung unterhalb des Hypoderms durch chlorophylldefekte Zellen (siehe Abb. 7-9 und Abb. 7-11).

Zuhilfenahme des maskierten Binnenfeldes und des Randbereiches

Abb. 7-11 zeigt den Querschnitt durch den Bereich eines maskierten Binnenfeldes. In der 4. Schicht von oben liegen chlorophylldefekte Palisadenzellen zwischen grünen Palisadenzellen. Im Übergangsbereich zum weißen Rand gehen die grünen Palisadenzellen in chlorophylldefekte Palisadenzellen über (siehe Abb. 7-12).

Die Maskierung des Binnenfeldes und der weiße Randbereich sprechen für eine Beteiligung einer chlorophylldefekten Schicht. Wie bereits festgestellt wurde, kann es sich nicht um eine L1-Beteiligung handeln, da die beiden Schichten eine verschiedene Teilungsrichtung haben. Die Subepidermale ist nicht durch perikline Teilung aus der Epidermis hervorgegangen. Das ist ein Hinweis darauf, dass das L2-bürtige Hypoderm idiotypisch chlorophylldefekt ist. Auf der Blattunterseite befinden sich in den Zellen der 2. Hypodermis-schicht in Schließzellennähe Chloroplasten. Das spricht wiederum für eine idiotypisch grüne L2-bürtige Schicht.

Aufbau des Scheitels

Abb. 7-6 zeigt eine schematische Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse zu *Pandanus veitchii*. Sicher ist, dass die L1-bürtige Epidermis chlorophylldefekt und das Binnenmesophyll grün sind. Bleibt die Frage zu klären, ob das zweischichtige Hypoderm von zwei voneinander unabhängigen Schichten stammen kann wie bei *Schefflera arboricola* (RASHID, 1993) und somit ein vierschichtiger Scheitel angenommen werden kann.

Dass es sich bei dem Wassergewebe um ein Hypoderm handelt, legen die verschiedene Teilungsrichtungen von Epidermis- und Hypodermzellen nahe. Das chlorophylldefekte Randmesophyll und die Maskierung des Binnenfeldes zeigen, dass L2 chlorophylldefekt ist. Die zweite Hypodermis schicht muss dagegen grün sein, da die Zellen in Schließzellennähe Chloroplasten enthalten. Das spricht für eine grüne L3. Beide Hypodermis schichten entstammen zwei voneinander unabhängigen Schichten. Es kann ein Scheitel der Konstitution WWG angenommen werden: Die L1-bürtige Epidermis ist chlorophylldefekt (W), das L2-bürtige Hypoderm und das L2-bürtige Randmesophyll sind ebenfalls chlorophylldefekt (W). Das L3-bürtige Hypoderm und das L3-bürtige Binnenmesophyll sind grün (G).

Es kann angenommen werden, dass das grüne Binnenmesophyll der gleichen Schicht entstammt wie das idiotypisch grüne Hypoderm. Dass das grüne Binnenmesophyll von einer vierten Schicht, L4, abstammt, kann nicht eindeutig belegt werden. Ein dreischichtiger Scheitel würde erklären, warum die L2-bürtige chlorophylldefekte Schicht bis über die L3-bürtige grüne Schicht hinaus in das grüne Mesophyll eindringen kann. Bei einer L4-Beteiligung am Blattaufbau müsste die chlorophylldefekte L2 zwei unabhängige Schichten verdrängen. Dafür lässt sich jedoch im Bereich der bisher untersuchten Maskierungen kein Beispiel finden.

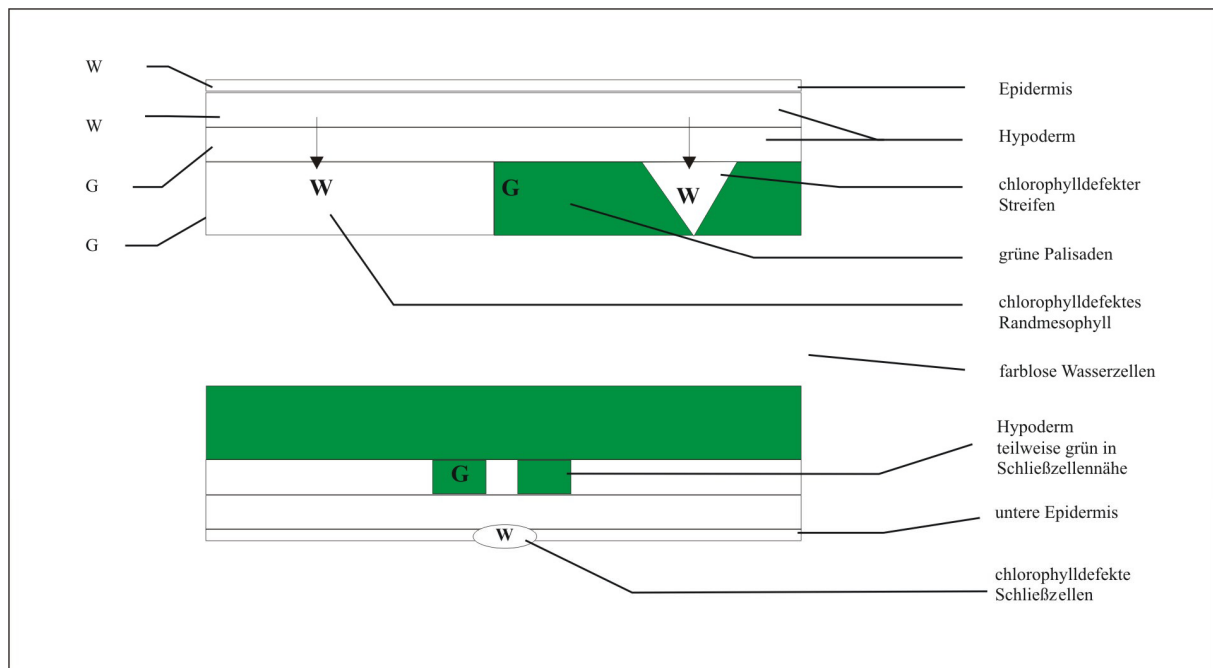


Abb. 7-6: Schema eines Blattquerschnittes von *Pandanus veitchii* zum Scheitelaufbau (G = Grünes Gewebe, W = chlorophylldefektes Gewebe)



Abb. 7-7: Blätter der Weißbrandform *Pandanus veitchii*.

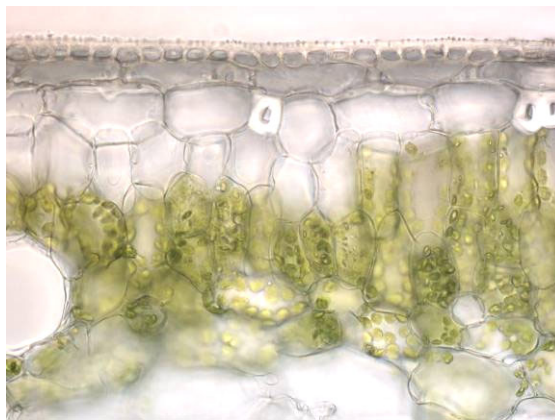


Abb. 7-8: Querschnitt durch das unmaskierte Binnenfeld von *P. veitchii*: Unterhalb der Epidermis liegen zwei hypodermale Schichten. (280fach)



Abb. 7-9: Flächenschnitt an der Unterseite eines Blattes von *P. veitchii*: In den Schließzellen befinden sich chlorophylldefekte Plastiden. (550fach)

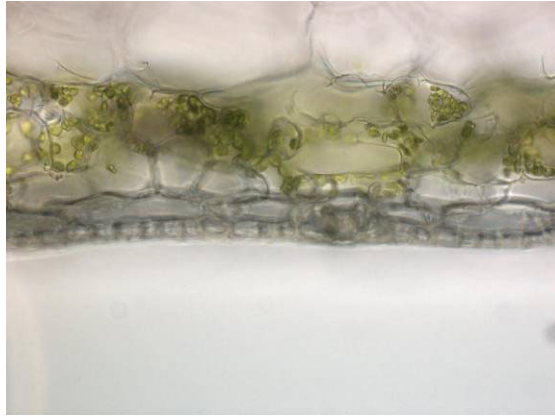


Abb. 7-10: Querschnitt durch das unmaskierte Binnenfeld von *P. veitchii*: In Schließzellennähe enthält die zweite Hypodermis Chloroplasten. (280fach)

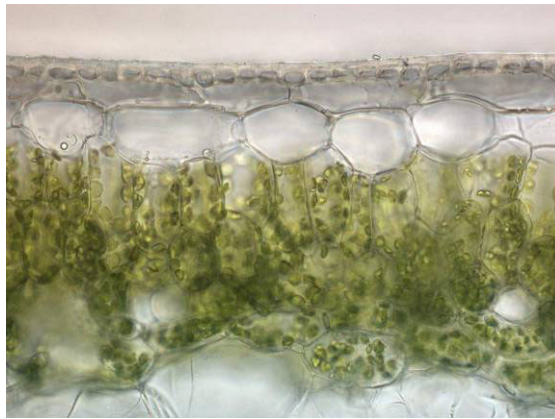


Abb. 7-11: Querschnitt durch das maskierte Binnenfeld von *P. veitchii*: Unterhalb des farblosen Hypoderms liegen chlorophylldefekte und grüne Palisadenzellen nebeneinander. (280fach)

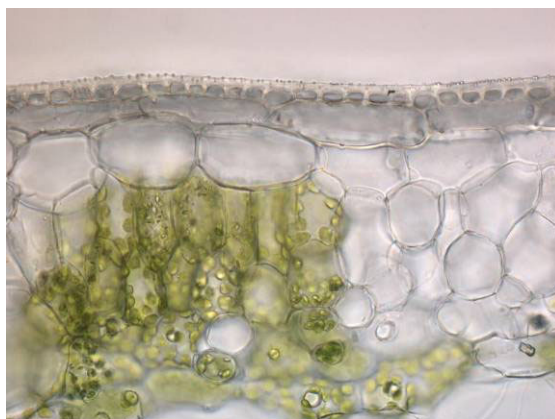


Abb. 7-12: Querschnitt durch den Übergangsbereich zwischen Binnenfeld und Rand von *P. veitchii*: Grüne Palisadenzellen aus dem Binnenfeld stoßen an chlorophylldefekte Palisadenzellen aus dem Randmesophyll. (280fach)

8 Ringzellen

8.1 Einführung

Ringzellen wurden bereits von BIELE (1992) als Bestimmungsmerkmal für die Typisierung der L2 bei den *Bromeliaceae* beschrieben. Das Hypoderm auf der Blattunterseite bildet im Bereich der substomatären Interzellularräume Ringe um die Stomata. Die Ringzellen haben sowohl Kontakt zum Hypoderm als auch zu den Schließzellen oder den Epidermiszellen neben den Schließzellen. Bei den *Bromeliaceae* sind in den idiotypisch grünen Ringzellen Chloroplasten und in den idiotypisch chlorophylldefekten Ringzellen chlorophylldefekte Plastiden oder Plastidenreste enthalten.

Besonders bei Pflanzenarten, die sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite ein farbloses Hypoderm aufweisen, könnten die Ringzellen als Bestimmungskriterium in der Musteranalyse angewendet werden. Bei verschiedenen Arten mit einem ober- und unterseitigen Hypoderm wird geprüft, ob die Ringzellen immer als Merkmal für die Bestimmung der L2 herangezogen werden können.

Zur Untersuchung wurden zunächst die *Bromeliaceae* *Billbergia nutans*, *Nidularium innocentii* var. *lineatum*, *Aechmea spec.* und *Ananas comosus* herangezogen, um BIELES (1992) Ergebnisse nachzuvollziehen. Weiterhin wurden *Tradescantia spathacea*, *Hoya carnosa*, *Ctenanthe burle-marxii*, *Maranta leuconeura* und *Strelitzia reginae* untersucht.

Einen Sonderfall stellt *Nerium oleander* dar, bei dessen Blättern die Schließzellen in Krypten liegen. Es wird untersucht, ob das Hypoderm im Bereich der Krypten ähnlich unterbrochen ist wie im Bereich der substomatären Interzellularräume und so Aufschluss über die Konstitution des Hypoderms gibt.

8.2 *Bromeliaceae*

8.2.1 Blattmusterbeschreibung

Das Blatt der Weißkernform *Nidularium innocentii* var. *lineatum* hat einen breiten grünen Rand und ein weißes, unmaskiertes Binnenfeld, das an einigen Stellen von grünen Streifen maskiert wird (siehe Abb. 11-1). Das Blatt der Weißrandform von *Aechmea spec.* hat einen weißen Rand, der ein grünes Binnenfeld umschließt. Das Binnenfeld wird von einigen weißen Streifen maskiert (siehe Abb. 8-4).

8.2.2 Grüne Form am Beispiel von *Billbergia nutans*

Im Binnenfeld eines grünen Blattes von *Billbergia nutans* liegen an der Blattoberseite mindestens drei und an der Blattunterseite mindestens zwei farblose Hypodermsschichten (siehe Abb. 11-2). In der Nähe der Leitbündel können noch mehr Hypodermsschichten ausgebildet sein. Zwischen den Hypodermsschichten liegt grünes Mesophyll. Die Epidermiszellen sind nur noch als Einbuchtungen zu erkennen. In der Nähe der Schließzellen sind L2-bürtige grüne Zellen zu erkennen. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Für die grüne Form von *Billbergia nutans* kann ein Aufbau von GGG gefolgert werden (nach BIELE, 1992). Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Die Bestimmung der L2 kann nicht auf der Blattunterseite erfolgen wie bei *Schefflera arboricola* (vgl. RASHID, 1993), da hier ebenfalls ein farbloses Hypoderm ausgebildet ist. Als Hilfskriterium können das Randmesophyll und die Ringzellen in der Nähe der Schließzellen herangezogen werden. Die L2-bürtigen Zellen in der Nähe der Schließzellen besitzen Chloroplasten, obwohl das übrige Hypoderm farblos ist (siehe Abb. 8-1). Das L2-bürtige, grüne Randmesophyll bestätigt den Idiotyp, der von den Ringzellen angezeigt wird. Daraus kann gefolgert werden, dass die L2 grün ist (G). Das L3-bürtige Mesophyll zwischen den beiden Hypodermsschichten ist grün (G).

8.2.3 Weißkernform am Beispiel von *Nidularium innocentii* var. *lineatum*

Ein Querschnitt im unmaskierten Binnenfeld eines Weißkernblattes von *Nidularium innocentii* var. *lineatum* zeigt ein mehrschichtiges Hypoderm, das auf die obere Epidermis folgt. Das Binnenmesophyll ist chlorophylldefekt. Das Randmesophyll ist grün. Die Ringzellen in der Nähe der Schließzellen enthalten Chloroplasten (siehe Abb. 8-2 für *Ananas comosus* im Vergleich). Im Flächenschnitt ist deutlich der grüne Ring, der meistens aus vier Zellen gebildet ist, zu erkennen (siehe Abb. 8-3). Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Die Scheitelschichtung ist die einer Weißkernform: GGW (nach BIELE, 1992). Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Das L2-bürtige Randmesophyll und die L2-bürtigen Ringzellen in der Nähe der Schließzellen sind grün. Die L2 ist somit als idiotypisch grün einzustufen (G). Das L3-bürtige Binnenmesophyll ist chlorophylldefekt (W).

8.2.4 Weißrandform am Beispiel von *Aechmea spec.*

Im unmaskierten Binnenfeld eines Weißrandblattes von *Aechmea spec.* folgt auf die obere Epidermis ein farbloses, mindestens zweischichtiges Hypoderm. Auf der Blattunterseite ist mindestens eine Hypodermsschicht vorhanden. Das Binnenfeld besteht aus grünem Mesophyll, das bis an das Hypoderm reicht. Im Randbereich ist das Mesophyll chlorophylldefekt. Im Flächenschnitt ist deutlich der chlorophylldefekte Ring, der meistens aus sechs Zellen gebildet ist, zu erkennen (siehe Abb. 8-5 und Abb. 8-6). In den Zellen sind Plastidenreste. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Die Scheitelkonstitution ist die einer Weißrandform: GWG (nach BIELE, 1992). Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Die L2-bürtigen Ringzellen in der Nähe der Schließzellen und das L2-bürtige Randmesophyll sind chlorophylldefekt (W). Das L3-bürtige Mesophyll ist grün (G).



Abb. 8-1: Querschnitt durch das Blatt der grünen Form *Billbergia nutans*: Die Ringzellen in der Nähe der Schließzellen enthalten Chloroplasten. (280fach)

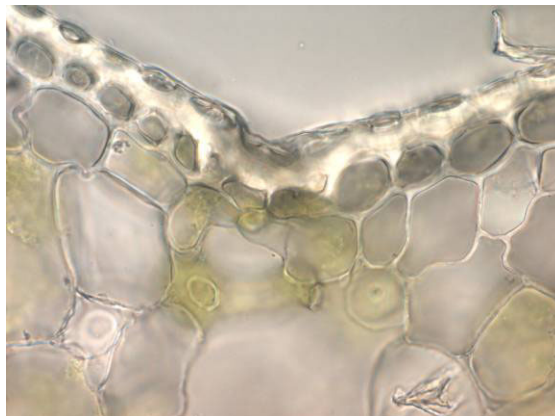


Abb. 8-2: Querschnitt durch das Blatt einer Weißkernform von *Ananas comosus*: Die Ringzellen im Anschluss an die Schließzellen enthalten Chloroplasten. (550fach)

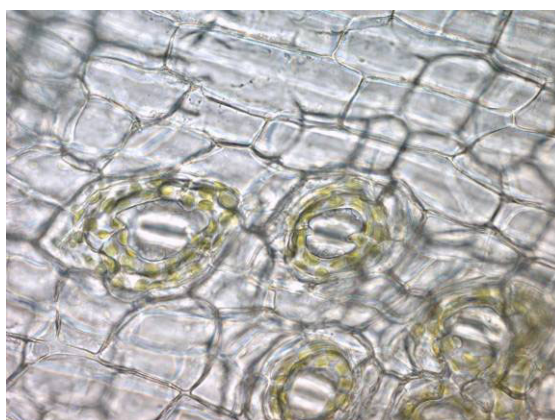


Abb. 8-3: Flächenschnitt durch das Blatt einer Weißkernform von *Nidularium innocentii* var. *lineatum*: Grüne, ringförmig angeordnete Zellen in der Nähe der Schließzellen. (280fach)



Abb. 8-4: Weißrandform von *Aechmea spec.* (GWG).

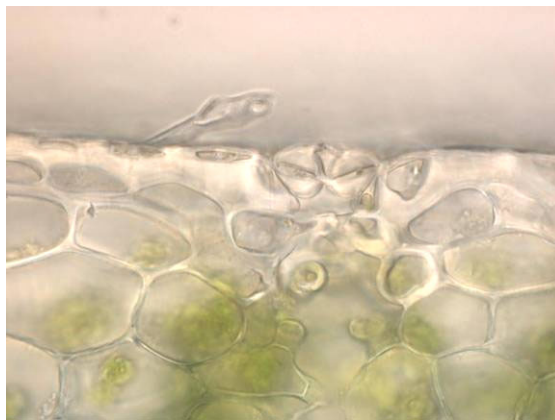


Abb. 8-5: Querschnitt durch das Blatt einer Weißrandform von *Aechmea spec.*: Die Ringzellen im Anschluss an die Schließzellen enthalten Reste chlorophylldefekter Plastiden. (550fach)

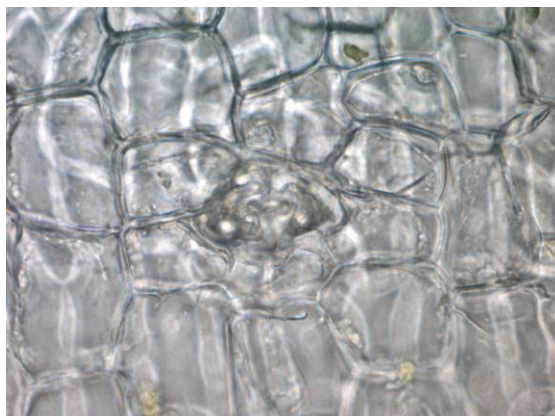


Abb. 8-6: Flächenschnitt durch das Blatt einer Weißrandform von *Aechmea spec.*: Die Ringzellen in der Nähe der Schließzellen enthalten Reste chlorophylldefekter Plastiden. (550fach)

8.3 *Tradescantia spathacea*

8.3.1 Blattmusterbeschreibung

Das Blatt von *Tradescantia spathacea* 'Variegata' hat einen grünen Rand und ein weißes Binnenfeld. Das Binnenfeld wird von mehr oder weniger breiten grünen Streifen maskiert (siehe Abb. 8-7). Das Blatt der Weißrandform 'Tricolor' hat dagegen einen weißen Rand und ein grünes Binnenfeld, welches von weißen Streifen maskiert wird (siehe Abb. 8-10).

8.3.2 *Tradescantia spathacea* 'Variegata'

Im unmaskierten Binnenfeld eines Weißkernblattes schließt sich an die obere Epidermis ein mindestens einschichtiges, farbloses Hypoderm an, das an einigen Stellen durch perikline Teilungen zweischichtig ist. Einzelne Hypodermzellen befinden sich auch zwischen den Palisadenzellen. Auf der Blattunterseite befindet sich im Anschluss an die untere Epidermis ebenfalls eine farblose Hypodermis. Zwischen den farblosen Hypodermis-schichten liegt chlorophylldefektes Mesophyll. Im Bereich der Schließzellen wird das Hypoderm von grünen Zellen unterbrochen (siehe Abb. 8-8). Im Flächenschnitt ist deutlich ein Ring aus mindestens drei Zellen erkennbar. Nicht alle Ringzellen weisen Chloroplasten auf (siehe Abb. 8-9). Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Die Scheitelkonstitution ist die einer Weißkernform: GGW. Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Die L2-bürtige Hypodermis-schicht kann mithilfe des Randmesophylls und der Ringzellen bestimmt werden. Die L2-bürtigen Zellen in der Nähe der Schließzellen sind grün. Das grüne, L2-bürtige Randmesophyll bestätigt den Idiotyp, der von den Ringzellen angezeigt wird (G). Das L3-bürtige Mesophyll ist chlorophylldefekt (W).

8.3.3 *Tradescantia spathacea* 'Tricolor'

Ein Querschnitt im unmaskierten Binnenfeld eines Weißrandblattes zeigt, dass auf die obere Epidermis mindestens eine farblose Hypodermis-schicht folgt, die an einigen Stellen perikline Teilungen aufweist (siehe Abb. 10-7). An die untere Epidermis schließt sich ebenfalls eine farblose Hypodermis-schicht an. Zwischen diesen beiden farblosen Schichten liegt grünes Mesophyll. Im Flächenschnitt ist der L2-bürtige Ring sehr gut zu erkennen (siehe Abb. 8-12). Der Ring besteht aus mindestens drei Zellen. Abb. 8-11 zeigt, dass sie kleine, gelbgrüne Plastiden enthalten. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Die Scheitelkonstitution ist die einer Weißrandform: GWG. Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Der L2-bürtige Ring zeigt gelbgrüne Plastiden, die auf einen chlorophylldefekten Idiotyp hindeuten (W). Das L3-bürtige Mesophyll ist grün (G).



Abb. 8-7: Weißkernform *Tradescantia spathacea* 'Variegata' (GGW).



Abb. 8-8: Querschnitt durch das Blatt von *T. spathacea* 'Variegata': Im Bereich der Atemhöhle grenzen Ringzellen mit Chloroplasten an die farblosen Hypodermiszellen. (130fach)

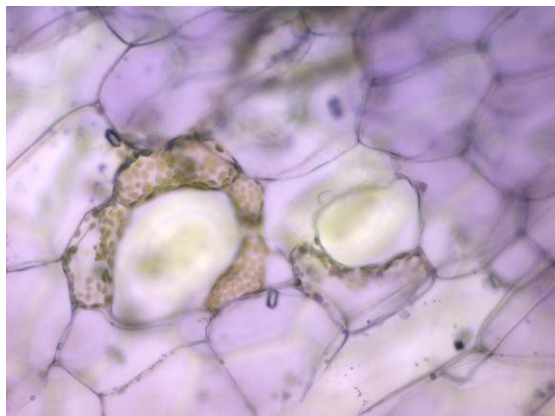


Abb. 8-9: Flächenschnitt durch das Blatt von *T. spathacea* 'Variegata': Der L2-bürtige Ring ist nicht vollständig grün. (130fach)



Abb. 8-10: Weißrandform *Tradescantia spathacea* 'Tricolor' (GWG).



Abb. 8-11: Querschnitt durch das Blatt von *T. spathacea* 'Tricolor': Die Ringzellen enthalten gelbgrüne Plastiden. (280fach)

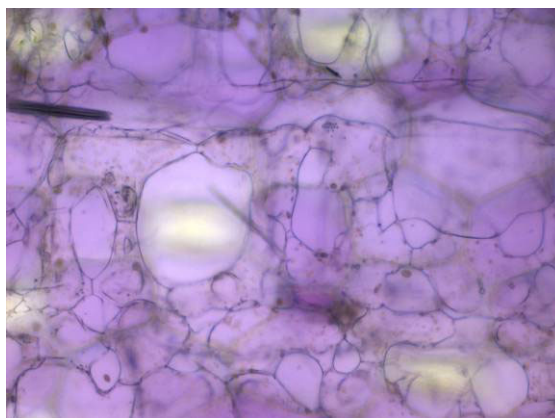


Abb. 8-12: Flächenschnitt durch das Blatt von *T. spathacea* 'Tricolor': Der L2-bürtige Ring um die Schließzellen ist chlorophylldefekt. (130fach)

Dass es sich bei dem subepidermalen Wassergewebe tatsächlich um ein Hypoderm handelt, kann mithilfe der Weißrandform gezeigt werden. Das Wassergewebe, das im Bereich der Schließzellen seinen Idiotyp preisgibt, ist in der Weißrandform chlorophylldefekt. Damit zeigt die Subepidermale einen anderen Idiotyp als die grüne, L1-bürtige Epidermis. Das Wassergewebe ist somit ein L2-bürtiges Hypoderm.

8.4 *Hoya carnos*

8.4.1 Blattmusterbeschreibung

Die Blätter der Weißkernform *Hoya carnos* 'Tricolor' haben einen grünen Rand und ein weißes Binnenfeld (siehe Abb. 8-13). Die Blätter der Weißrandform von *Hoya carnos* haben einen schmalen weißen Rand und ein grünes Binnenfeld (siehe Abb. 5-2).

8.4.2 *Hoya carnos* (Grüne Form)

Ein Querschnitt in einem grünen Blatt zeigt unterhalb der oberen und der unteren Epidermis mindestens eine Hypodermis. Die Hypodermiszellen enthalten vereinzelt Chloroplasten, die im Vergleich zu dem darunterliegenden Assimilationsparenchym kleiner und weniger häufig erscheinen. Im Anschluss an die oberseitige Hypodermis befindet sich eine weitere Zellschicht, die von der Palisadenschicht unterschieden werden kann. Diese Zellen ähneln denen der Hypodermis, enthalten jedoch normal entwickelte Chloroplasten, die sich nicht von denen in der Palisadenschicht unterscheiden (siehe Abb. 9-1). Auf der Blattunterseite kann eine solche hypodermähnliche Schicht aufgrund der Ähnlichkeit der Zellen von Schwammparenchym und Hypoderm im Querschnitt und der wenigen enthaltenen Chloroplasten nicht mit Sicherheit vom Schwammparenchym unterschieden werden. Die Zellen des Hypoderms, die sich in der Nähe der Schließzellen befinden, weisen vereinzelt Chloroplasten auf, die aber kleiner sind als die Plastiden im darüber liegenden Mesophyll. Im Flächenschnitt sind deutlich die L2-bürtigen Ringe zu erkennen, die aus etwa sechs Zellen bestehen. Nicht alle Zellen enthalten Chloroplasten und auch nicht alle Ringe zeigen den Idiotyp der Hypodermis an.

Für die grüne Form kann die Scheitelkonstitution GGG angenommen werden (nach BERGANN & BERGANN, 1983b). Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Das L2-bürtige Hypoderm zeigt seinen Idiotyp in Form der in den hypodermähnlichen Zellen enthaltenen Chloroplasten an und ist grün (G). Das L3-bürtige Binnenmesophyll ist grün (G).

8.4.3 *Hoya carnos* 'Tricolor' (Weißkernform)

Im unmaskierten Binnenfeld eines Weißkernblattes ist mindestens eine Hypodermis an der Blattober- und -unterseite ausgebildet. In den Hypodermiszellen sind einige wenige, kleinere Chloroplasten enthalten, die sich deutlich von den Chloroplasten im Randmesophyll unterscheiden (siehe Abb. 9-2). An das Hypoderm schließt sich chlorophylldefektes Mesophyll an, das deutlich in

Palisaden- und Schwammparenchym unterschieden werden kann. Die Schließzellen in der unteren Epidermis weisen Chloroplasten auf.

Im Flächenschnitt in Abb. 8-14 lassen sich die L2-bürtigen Ringe um den substomatären Interzellularraum deutlich erkennen. Sie bestehen aus etwa vier bis sechs Zellen. Einige Zellen enthalten Chloroplasten. Es gibt aber auch – wie in Abb. 8-15 – Ringzellen, die keine Chloroplasten enthalten.

Die Scheitelkonstitution ist die einer Weißkernform: GGW (nach BERGANN & BERGANN, 1983b). Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Die L2-bürtigen hypodermähnlichen Zellen enthalten Chloroplasten, die den Idiotyp anzeigen (G). An den Ringzellen kann der Idiotyp nur bedingt abgelesen werden. Das L3-bürtige Binnenmesophyll ist chlorophylldefekt (W).

8.4.4 *Hoya carnosa* (Weißrandform)

Im unmaskierten Binnenfeld eines Weißrandblattes befindet sich an der Ober- und Unterseite eine mindestens einschichtige farblose Hypodermis, die stellenweise auch zweischichtig sein kann. Im Flächenschnitt lassen sich die L2-bürtigen Ringzellen gut erkennen. An das Hypoderm schließt sich ein mehrschichtiges, grünes Mesophyll an. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Die Scheitelkonstitution ist die einer Weißrandform: GWG (nach BERGANN & BERGANN, 1983b). Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Das L2-bürtige Hypoderm ist chlorophylldefekt (W). Im Vergleich zur Weißkernform enthalten die Hypodermzellen keine Plastiden, was darauf hindeutet, dass es sich um einen chlorophylldefekten Idiotyp handelt. Als weiteres Hilfskriterium kann das chlorophylldefekte, L2-bürtige Randmesophyll hinzugezogen werden. Die Ringzellen können hier nicht helfen.

8.5 *Marantaceae*

8.5.1 Blattmusterbeschreibung

Die beiden untersuchten Arten *Maranta leuconeura* 'Kerchoviana' und *Ctenanthe burle-marxii* gehören nicht zur Gruppe der variegaten Periklinalchimären. Trotzdem zeigen beide eine Musterung mit verschiedenen Grüntönen, die nicht durch einen Chlorophylldefekt, sondern durch Unterschiede in der Differenzierung von Zellen hervorgerufen wird.

Die Blätter von *Maranta leuconeura* 'Kerchoviana' sind grün und haben auf der Blattoberseite dunkelgrüne bis rötlich-braune, samtige Bereiche, die zwischen den Blattadern sitzen. Die Blätter von *Ctenanthe burle-marxii* sind milchig-grün mit dunkelgrünen Bereichen in der Nähe der Blattadern.

8.5.2 *Maranta leuconeura* 'Kerchoviana'

Im Binnenfeld eines Blattes von *Maranta leuconeura* 'Kerchoviana' befindet sich sowohl an der Blattoberseite als auch an der Blattunterseite ein einschichtiges Hypoderm (siehe Abb. 8-16). Im Bereich der Schließzellen ist die unterseitige Hypodermis unterbrochen. Die Ringzellen sind farblos und enthalten keine Chloroplasten. Im Flächenschnitt ist dies noch einmal besonders deutlich zu erkennen. In Abb. 8-18 besteht der L2-bürtige Ring aus mindestens drei Zellen, die sich um die Atemhöhle gruppieren.

Die L2-bürtigen Ringzellen zeigen den grünen Idiotyp nicht an.

8.5.3 *Ctenanthe burle-marxii*

Ein Querschnitt an der Unterseite eines Blattes von *Ctenanthe burle-marxii* zeigt im Bereich der Schließzellen ein ähnliches Bild wie bei *Maranta leuconeura*. Die Ringzellen sind farblos, sie enthalten keine Chloroplasten (siehe Abb. 8-17). Der Ring besteht aus mindestens vier Zellen.

Die L2-bürtigen Ringzellen sagen bei *Ctenanthe burle-marxii* nichts über den Idiotyp aus.

8.5.4 Differenzierungsmuster bei den *Marantaceae*

Bei *Ctenanthe burle-marxii* und *Maranta leuconeura* 'Kerchoviana' kann zwischen einer helleren Grundfarbe und einer dunkleren Kontrastfarbe unterschieden werden, die zur Musterbildung beitragen. Die hellere Grundfärbung der Blätter wird bei *Ctenanthe burle-marxii* durch gestauchtere Hypoderm- und Palisadenzellen verursacht. Bei *Maranta leuconeura* sind dagegen die Hypodermzellen länger und die Palisadenzellen kürzer als im kontrastfarbigen Bereich.

Die dunklere Kontrastfärbung wird bei *Ctenanthe burle-marxii* durch langgestreckte Hypoderm- und Palisadenzellen erreicht. Bei *Maranta leuconeura* verhält es sich reziprok zum helleren Grundton: gestauchte Hypodermzellen und langgestreckte Palisadenzellen.

Zusätzlich hat *Maranta leuconeura* in Bereichen dunklerer Kontrastfärbung eine andere Oberflächenstruktur als in helleren Blattbereichen. Die Epidermiszellen im dunkleren Kontrastbereich sind papillös (siehe Abb. 8-16).

8.6 *Strelitzia reginae*

Ein Querschnitt im Binnenfeld eines grünen Blattes zeigt, dass die Ringzellen an der Blattunterseite farblos sind. Im Flächenschnitt ist zu erkennen, dass der Ring aus etwa vier Zellen besteht, die alle farblos sind.

Die L2-bürtigen Ringzellen zeigen den grünen Idiotyp der L2 nicht an.



Abb. 8-13: Weißkernform *Hoya carnosa* 'Tricolor' (GGW).



Abb. 8-14: Flächenschnitt durch ein Blatt von *H. carnosa* 'Tricolor': Die Ringzellen enthalten keine Chloroplasten. (550fach)

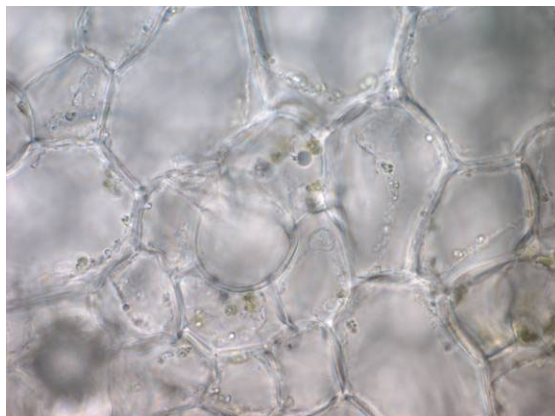


Abb. 8-15: Flächenschnitt durch ein Blatt von *H. carnosa* 'Tricolor': Einzelne Ringzellen enthalten Chloroplasten. (550fach)



Abb. 8-16: Querschnitt durch den dunkleren Bereich eines Blatt von *Maranta leuconeura* 'Kerchoviana': Auf beiden Blattseiten liegt ein einschichtiges Hypoderm. Die oberen Epidermiszellen sind papillös. (280fach)



Abb. 8-17: Querschnitt durch das Blatt von *Ctenanthe burle-marxii*: Die Ringzellen enthalten keine Chloroplasten. (550fach)

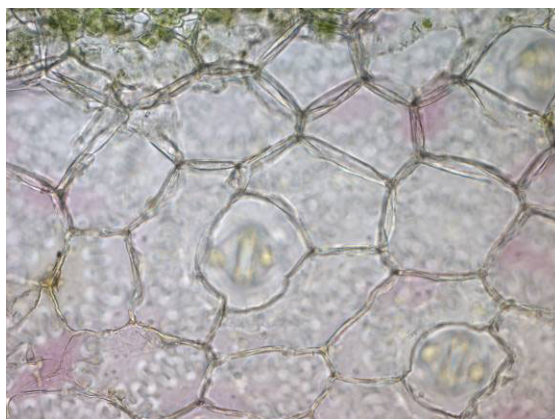


Abb. 8-18: Flächenschnitt durch das Blatt von *Maranta leuconeura* 'Kerchoviana': Die Ringzellen um die Schließzellen enthalten keine Chloroplasten. (280fach)

8.7 *Nerium oleander*

8.7.1 Blattmusterbeschreibung

Die Blätter der Weißkernform von *Nerium oleander* haben einen breiten grünen Rand und ein weißes, unmaskiertes Binnenfeld (siehe Abb. 8-19, unten). Die Blätter der Weißrandform von *Nerium oleander* haben einen schmalen weißen Rand und ein grünes, unmaskiertes Binnenfeld (siehe Abb. 8-19, oben).

8.7.2 *Nerium oleander* (Grüne Form)

Im Binnenfeld eines grünen Blattes von *Nerium oleander* befinden sich unter der oberen Epidermis mindestens zwei Schichten farblosen Hypoderms (siehe Abb. 8-20). In unmittelbarer Nähe zu den Leitbündeln kann es auch dreischichtig ausgeprägt sein. An einigen Stellen sind perikline Teilungswände zu erkennen, die auf eine Verdopplung dieser Schicht hindeuten. An der Blattunterseite ist das einschichtige Hypoderm in weiten Teilen durchgehend und wird nur im Bereich der Krypten unterbrochen.

Diese auf der Blattunterseite befindlichen kavernenartigen Einstülpungen der Epidermis sind besonders auffällig. Die Stomata befinden sich tief in das Blattinnere eingesenkt in den Krypten. In Abb. 8-21 ist zu erkennen, dass hier phänotypisch und idiotypisch grünes Mesophyll direkt an der Epidermis anliegt.

Die Scheitelkonstitution für die grüne Form ist GGG (nach BERGANN & BERGANN, 1983b). Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Aufgrund des beidseitig ausgeprägten Hypoderms kann die Konstitution der L2 nicht an der Blattunterseite abgelesen werden. Das L2-bürtige, in den Krypten an die Schließzellen anschließende Mesophyll enthält Chloroplasten und ist als grün einzustufen. Das grüne, L2-bürtige Randmesophyll unterstützt das (G). Das L3-bürtige Binnenmesophyll ist grün (G).

8.7.3 *Nerium oleander* (Weißkernform)

Im Binnenfeld eines Weißkernblattes von *Nerium oleander* befindet sich im Anschluss an die obere Epidermis ein mindestens zweischichtiges farbloses Hypoderm (siehe Abb. 8-22). Daran schließen sich mehrere Reihen chlorophylldefekten Palisadenparenchyms an, dessen Zellen gelbliche Plastiden enthalten. Auf der Blattunterseite folgt auf die untere Epidermis ein zweischichtiges Hypoderm, an das sich grüne Mesophyllzellen anschließen.

Im Bereich der Krypten reichen die grünen Mesophyllzellen bis über die Krypten hinaus. Oberhalb der Krypten ist jedoch deutlich eine grüne Zellreihe im Anschluss an die Epidermis zu erkennen. Daran schließt sich chlorophylldefektes Binnenmesophyll an (siehe Abb. 8-23).

Die Scheitelkonstitution entspricht der einer Weißkernform: GGW (nach BERGANN & BERGANN, 1983b). Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Das L2-bürtige Hypoderm und die Epidermis der Krypten anliegende Mesophyllschicht sind ebenfalls grün (G). Es kann davon ausgegangen werden, dass die grünen Mesophyllzellen zwischen zwei Krypten ebenfalls L2-bürtig sind. Das L3-bürtige Binnenmesophyll ist chlorophylldefekt (W).

8.7.4 *Nerium oleander* (Weißrandform)

Im Binnenfeld eines Weißrandblattes von *Nerium oleander* folgt auf die obere Epidermis ein mehrschichtiges, farbloses Hypoderm. An der Blattunterseite ist das einschichtige Hypoderm im Bereich der Krypten unterbrochen. Das Binnenmesophyll ist grün. Die Zellen des Randmesophylls enthalten gelbliche Plastiden.

Im Bereich der Krypten enthält die erste Zellreihe, die auf die Epidermis innerhalb der Krypten folgt, gelbliche Plastiden (siehe Abb. 8-24). Diese unmittelbar auf die Epidermis folgende Schicht zeigt die gleichen defekten Plastiden wie die chlorophylldefekten Zellen im Randbereich. Daran schließt sich eine Schicht langgestreckter Palisadenzellen an, die Chloroplasten enthalten.

Die Scheitelkonstitution ist die einer Weißrandform: GWG (nach BERGANN & BERGANN, 1983b). Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Das L2-bürtige Randmesophyll und die an der Epidermis der Krypten anliegenden Mesophyllzellen sind chlorophylldefekt (W). Das L3-bürtige Binnenmesophyll ist grün (G).

8.8 Verschiedene Ausprägungen der Ringzellen

8.8.1 Der substomatäre Interzellularraum

Die Schließzellen der unteren Epidermis stehen in unmittelbarem Kontakt mit dem substomatären Interzellularraum (Atemhöhle), durch den sie mit den übrigen Interzellularräumen des Blattes verbunden sind. Das subepidermale Gewebe, ob als Hypoderm oder Mesophyll ausgebildet, ist im Bereich der Schließzellen unterbrochen und öffnet sich für die Atemhöhle. Im Flächenschnitt ist zu erkennen, dass die subepidermalen Zellen einen Ring um die Atemhöhle bilden.

8.8.2 Mesophyllartige Ringzellen

Ringzellen können wie bei den *Bromeliaceae* Plastiden enthalten (siehe Abb. 8-1 bis Abb. 8-3, Abb. 8-5, Abb. 8-6). Formen mit einer grünen L2 wie *Billbergia nutans* und die Weißkernform *Nidularium innocentii* var. *lineatum* besitzen Ringzellen, die Chloroplasten enthalten. Die Weißrandform *Aechmea spec.* zeigt in den Ringzellen zerfallene, chlorophylldefekte Plastiden.



Abb. 8-19: *Nerium oleander*: oben Weißrandform, unten Weißkernform.

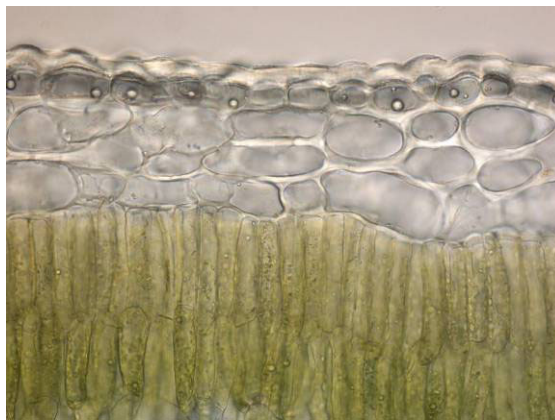


Abb. 8-20: Querschnitt durch ein Blatt der grünen Form von *N. oleander*: Unterhalb der Epidermis liegen zwei bis drei hypodermale Schichten. (280fach)



Abb. 8-21: Querschnitt durch die Krypta eines grünen Blattes von *N. oleander*: An die Epidermis schließen sich direkt grüne Zellen an. (280fach)

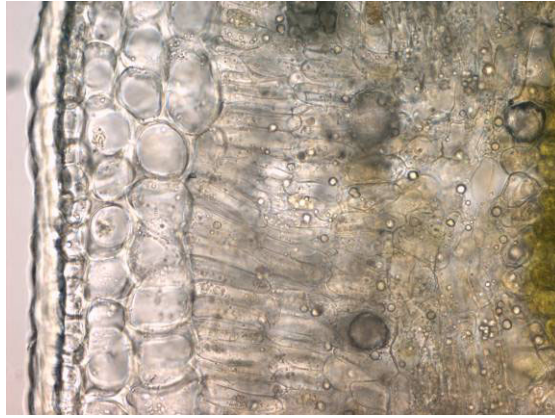


Abb. 8-22: Querschnitt durch das Binnenfeld eines Weißkernblattes von *N. oleander*: Farblose Hypodermisichten und chlorophylldefektes Mesophyll liegen untereinander. (280fach)



Abb. 8-23: Querschnitt durch die Krypta eines Weißkernblattes von *N. oleander*: An die Epidermis schließen sich direkt grüne Zellen an. (550fach)



Abb. 8-24: Querschnitt durch die Krypta eines Weißrandblattes von *N. oleander*: An die Epidermis schließen sich direkt chlorophylldefekte Zellen an. (280fach)

Die Weißkernform *Tradescantia spathacea* 'Variegata' besitzt Ringe, die nicht vollständig aus chloroplastenführenden Zellen bestehen. Ein Teil der Ringzellen ist farblos (siehe Abb. 8-8 und Abb. 8-9).

Ringzellen, die Chloroplasten oder chlorophylldefekte Plastiden enthalten, sind nicht als Hypodermzellen, sondern als Mesophyllzellen differenziert. Sie zeigen den Idiotyp der L2-bürtigen Schicht an.

8.8.3 Hypodermale Ringzellen

Die grünen Formen *Ctenanthe burle-marxii*, *Maranta leuconeura* und *Strelitzia reginae* haben farblose Ringzellen (siehe Abb. 8-17 und Abb. 8-18).

Hoya carnosa zeigt bei den Formen mit einer grünen L2 Ringzellen, die nur stellenweise als Mesophyllzellen ausgebildet sind und Chloroplasten enthalten. Ein Großteil der Ringzellen ist farblos (siehe Abb. 8-14 und Abb. 8-15).

Farblose Ringzellen differenzieren als Hypodermzellen. Sie sagen nichts über den Idiotyp der L2-bürtigen Schicht aus.

8.8.4 Sonderform bei *Nerium oleander*

Die Epidermis von *Nerium oleander* ist auf der Blattunterseite zu kavernenartigen Krypten eingestülpt. Nur in diesen Krypten ist der Schließzellenapparat ausgebildet. Im Bereich der Krypten ist das Hypoderm unterbrochen. Bei *Nerium oleander* sind nicht nur die Ringzellen, sondern die gesamte L2-bürtige Subepidermale im Bereich der Krypten als Mesophyll ausgebildet (siehe Abb. 8-21, Abb. 8-23 und Abb. 8-24). Die L2-bürtigen Zellen zeigen den Idiotyp der Schicht an.

So kann für *Nerium oleander* die Subepidermale im Bereich der Krypten als Bestimmungskriterium für die L2 herangezogen werden.

8.9 Bedeutung der Ringzellen für die Musteranalyse

8.9.1 Variables Merkmal

BIELE (1992) zeigte, dass die Ringzellen bei Bromelien als Kriterium für die Bestimmung der L2 herangezogen werden können. Bei Untersuchungen an Blättern mit einem beidseitig ausgeprägten Hypoderm wurde festgestellt, dass die Ringzellen nicht immer den Idiotyp der L2 anzeigen. *Tradescantia spathacea* zeigt eine Mischung aus idiotypanzeigenden und –nichtanzeigenden Ringzellen. *Hoya carnosa* besitzt noch seltener idiotypanzeigenden Ringzellen, so dass sie hier nicht als Bestimmungskriterium herangezogen werden können. Bei den beiden untersuchten *Marantaceae* zeigten die Ringzellen nie den Idiotyp an.

Ringzellen sind nicht immer ein Kriterium für die Bestimmung der L2. Sind mesophyllartige Ringzellen vorhanden, können diese für die Bestimmung der L2 benutzt werden. Sind die Ringzellen dagegen hypodermal und farblos, muss auf andere Bestimmungskriterien wie das Randmesophyll oder Sekundärmuster zurückgegriffen werden.

8.9.2 Präparationstechnik

Es wurden zwei verschiedene Techniken, Flächenschnitte und Querschnitte, für die Herstellung der Präparate angewendet, um möglichst eindeutige Nachweise für den Status der Ringzellen zu finden.

In Querschnitten ist es äußerst schwierig, eine Schließzelle mit Ringzellen genau so zu treffen, dass die Plastiden in beiden Zelltypen genau zu erkennen sind (siehe Abb. 8-1, Abb. 8-2 und Abb. 8-5). Erschwerend kommt hinzu, dass zum Beispiel bei unvollständig grünen Ringen wie bei *Tradescantia spathacea* 'Variegata' nicht immer zwei grüne Zellen getroffen werden (siehe Abb. 8-8).

Mit einem Flächenschnitt können zum einen mehrere Schließzellen und deren Ringe auf einmal betrachtet werden wie in Abb. 8-3. Zum anderen können Besonderheiten in der Ausprägung der Ringzellen wie bei *Tradescantia spathacea* in Abb. 8-9 sofort erkannt werden. Ein Nachteil ist, dass aufgrund der verschiedenen Betrachtungsebenen Ringzellen und Schließzellen nicht zur gleichen Zeit betrachtet werden können.

Für das gleichzeitige Festhalten des Idiotyps von L1-bürtigen Schließzellen und L2-bürtigen Ringzellen ist der Querschnitt am besten geeignet. Der Flächenschnitt bietet sich da an, wo nicht alle Ringzellen als Mesophyllzellen ausgebildet werden und mehrere Ringe auf einmal betrachtet werden sollen.

9 Hypodermähnliche Zellen

9.1 Einführung

In den Kapiteln 6 und 8 sind Arten aufgefallen, deren Blätter hypodermähnliche Strukturen aufweisen. So zeigten *Polyscias scutellaria* und *Polyscias paniculata* innerhalb der Hypodermis einzelne bis mehrere hypodermähnliche Zellen. Bei *Hoya carnosa* und *Corynocarpus laevigatus* konnte unterhalb des Hypoderms eine zusätzliche hypodermähnliche Schicht festgestellt werden.

Hypodermähnliche Zellen ähneln den Hypodermiszellen in ihrer Form, enthalten jedoch Chloroplasten wie die Mesophyllzellen. Zunächst werden die hypodermähnlichen Zellen der bisher untersuchten Arten noch einmal näher betrachtet. Mithilfe weiterer Untersuchungsobjekte soll festgestellt werden, inwiefern sich hypodermähnliche von hypodermalen Strukturen abgrenzen lassen.

An jungen Blättern von *Schefflera arboricola*, *Hoya carnosa* und *Nerium oleander* wird geprüft, ob Hypodermiszellen in jungen Blättern ihren Idiotyp noch anzeigen.

9.2 *Hoya carnosa*

Ein Querschnitt durch ein grünes Blatt von *Hoya carnosa* zeigt, dass die Hypodermiszellen an der Blattober- und -unterseite vereinzelt Chloroplasten enthalten, die im Vergleich zu den Chloroplasten des Assimilationsparenchyms kleiner und weniger häufig erscheinen. An der Blattunterseite treten die chlorophyllführenden Hypodermiszellen vereinzelt im Bereich der Schließzellen auf. In Abb. 9-1 ist an der Blattoberseite eine hypodermähnliche Schicht zwischen der Hypoderm- und der Palisadenschicht zu sehen, deren Chloroplasten sich nicht von denen des Assimilationsparenchyms unterscheiden.

Die Hypodermiszellen der Weißkernform 'Tricolor' (GGW) enthalten ebenfalls vereinzelt Chloroplasten, die kleiner sind als die Chloroplasten des L2-bürtigen Randmesophylls, wie in Abb. 9-2 zu erkennen ist.

In den Hypodermiszellen der Weißrandform (GWG) sind keine Plastiden zu erkennen.

9.3 *Polyscias scutellaria* und *Polyscias paniculata*

Querschnitte durch einen maskierten Bereich im Binnenfeld der Weißkernformen (GGW) von *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' und *Polyscias paniculata* 'Variegata' zeigen an der Blattoberseite ein von grünen, hypodermähnlichen Zellen oder Palisadenzellen unterbrochenes farbloses Hypoderm (siehe Abb. 9-3 und Abb. 9-4). Die Chloroplasten in den hypodermähnlichen Zellen sind genauso groß wie im L2-bürtigen Randmesophyll.

9.4 *Corynocarpus laevigatus*

Ein Querschnitt durch einen maskierten Bereich im Binnenfeld der Weißkernform 'Judandra' zeigt an der Blattoberseite zusätzlich zum farblosen Hypoderm die Ausbildung grüner, hypodermähnlicher Schichten (siehe Abb. 6-16). Die hypodermähnlichen Zellen enthalten weniger und kleinere Chloroplasten als das L2-bürtige Randmesophyll.

9.5 *×Fatshedera lizei*

9.5.1 Grüne Form

Ein Querschnitt durch das Binnenfeld eines grünen Blattes zeigt, dass unter der oberen Epidermis zwei chlorophyllhaltige Schichten liegen, deren Zellen in ihrer Form eher Hypodermzellen ähneln als Palisadenzellen (siehe Abb. 9-5). An diese hypodermähnlichen Schichten schließt sich ein lockeres Schwammparenchym an.

9.5.2 Weißrandform

Die Blätter der Weißrandform von *×Fatshedera lizei* haben einen weißen Rand und ein grünes Binnenfeld, das graugrün erscheint.

Der Querschnitt durch das Binnenfeld einer Weißrandform zeigt eine Schicht hypodermähnlicher Zellen zwischen oberer Epidermis und Palisadengewebe. In diesen Zellen sind chlorophylldefekte Plastidenpartikel zu erkennen. Die Palisadenzellen sind hier langgestreckter als in der grünen Form (siehe Abb. 9-6). Auf der Blattunterseite sind die Zellen oberhalb der Epidermis ebenfalls chlorophylldefekt. In Stomatanähe enthalten einige von ihnen gelbgrüne, kleinere Plastiden. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Für die Weißrandform von *×Fatshedera lizei* kann eine Scheitelkonstitution von GWG angenommen werden: Die L1-bürtige Epidermis ist grün (G). Die L2-bürtige Schicht ist chlorophylldefekt (W) und das L3-bürtige Binnenmesophyll ist grün (G).

9.6 *Hedera colchica*

Der Querschnitt durch das Binnenfeld eines grünen Blattes von *Hedera colchica* zeigt eine grüne Schicht unterhalb der oberen Epidermis, deren Zellen sich von den darauf folgenden Palisadenzellen in ihrer Form unterscheiden. Sie sind kürzer, fast quadratisch, während die Palisadenzellen langgestreckt sind. In der Breite unterscheiden sie sich nicht von den darauffolgenden Palisadenzellen (siehe Abb. 10-9).

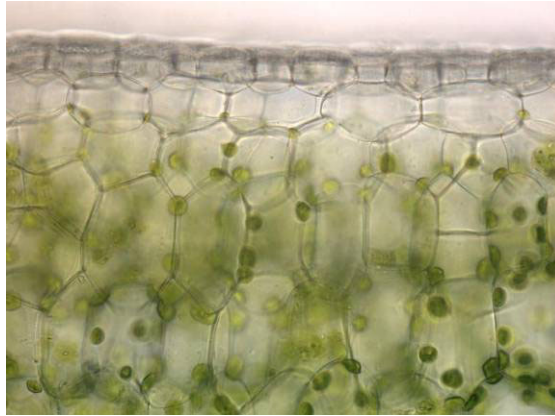


Abb. 9-1: Querschnitt durch ein Blatt der grünen Form von *Hoya carnosa*: Zwischen dem farblosen Hypoderm und der grünen Palisadenschicht liegt eine hypodermähnliche Schicht mit Chloroplasten. (280fach)

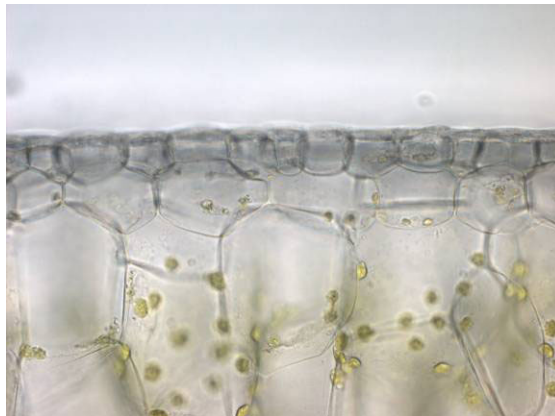


Abb. 9-2: Querschnitt durch den Randbereich eines Blattes von *H. carnosa* 'Tricolor' (GGW): Die Chloroplasten in der hypodermähnlichen Schicht sind kleiner als die des Randmesophylls. (280fach)



Abb. 9-3: Querschnitt durch einen maskierten Bereich eines Blattes von *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' (GGW): Das Hypoderm (links) wird von grünen, hypodermähnlichen Zellen unterbrochen. (280fach)

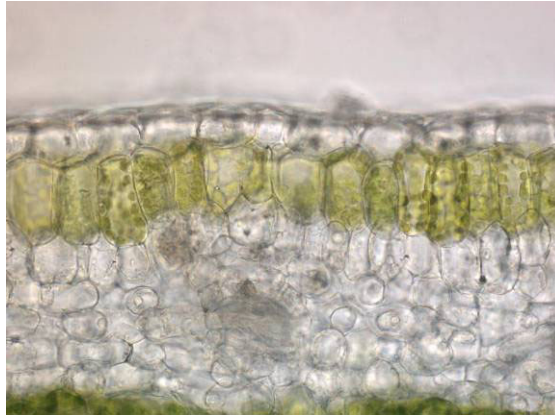


Abb. 9-4: Querschnitt durch einen maskierten Bereich eines Blattes von *Polyscias paniculata* 'Variegata' (GGW): Anstelle des Hypoderms liegen grüne, hypodermähnliche Zellen und grüne Palisadenzellen. (280fach)

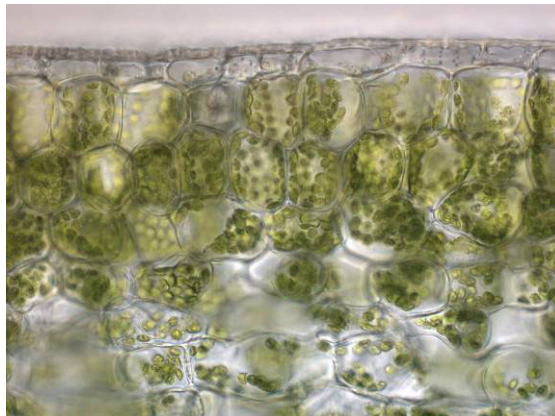


Abb. 9-5: Querschnitt durch ein grünes Blatt von *xFatshedera lizei*: Unterhalb der oberen Epidermis befinden sich hypodermähnliche Zellen. (280fach)



Abb. 9-6: Querschnitt durch ein Blatt der Weißrandform von *xFatshedera lizei*: Zwischen Epidermis und grüner Palisadenschicht liegt eine Reihe chlorophylldefekter, hypodermähnlicher Zellen. (280fach)

9.7 *Senecio macroglossus*

9.7.1 Grüne Form

Der Querschnitt durch das Binnenfeld eines grünen Blattes von *Senecio macroglossus* zeigt, dass an der Blattoberseite zwischen der Epidermis und der darunterliegenden Mesophyllschicht eine Schicht liegt, deren Zellen Hypodermzellen ähneln. Sie enthalten jedoch einige wenige Chloroplasten, die kleiner sind als die des Assimilationsparenchyms (siehe Abb. 9-7). Das Binnenmesophyll besteht aus großlumigen Wasserspeicherzellen mit Chloroplasten. Auf der Blattunterseite befindet sich keine solche hypodermähnliche Schicht.

9.7.2 Weißrandform

Die Blätter der Weißrandform von *Senecio macroglossus* haben einen weißen Rand und ein grünes Binnenfeld, das maskiert ist.

Im Binnenfeld eines Weißrandblattes folgt auf die obere Epidermis eine scheinbar farblose Schicht, deren Zellen jedoch Reste chlorophylldefekter Plastiden enthalten. Die Zellen haben eine hypodermähnliche Form. An diese Schicht schließen sich grüne Palisadenzellen an. Auf der Blattunterseite folgt eine chlorophylldefekte Schicht auf die Epidermis. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

Für die Weißrandform kann ein mindestens dreischichtiger Scheitel GWG angenommen werden. Auf der Blattunterseite folgen auf die grüne, L1-bürtige Epidermis (G) chlorophylldefekte, L2-bürtige Zellen (W). Das grüne Binnenmesophyll ist L3-bürtig (G).

In der grünen Form ist die L2-bürtige Schicht an der Blattoberseite als hypodermähnliche Schicht mit wenigen Chloroplasten ausgebildet. In der Weißrandform ist die L2-bürtige, hypodermähnliche Schicht ebenfalls zu erkennen, da sie aufgrund ihres Idiotyps chlorophylldefekte Plastidenreste enthält.

9.8 *Schlumbergera spec.* und *Rhipsalidopsis gaertneri*

Querschnitte durch Blattsprosse von *Schlumbergera spec.* und *Rhipsalidopsis gaertneri* zeigen ein Mesophyll, das aus großen, wasserspeichernden, chlorophyllführenden Zellen besteht. Unterhalb der oberen und unteren Epidermis befinden sich Zellen, die nur um den Zellkern herum kleine Chloroplasten besitzen und sonst farblos erscheinen (siehe Abb. 9-8). Sie ähneln den Epidermiszellen, sind aber breiter als diese.

9.9 *Ceropegia linearis* ssp. *woodii*

Die Blätter von *Ceropegia linearis* ssp. *woodii* sind blattoberseits dunkelgrün mit silbrig-grauen Bereichen. Die Blattunterseite ist rötlich. Die Musterung des Blattes ist wie bei *Ctenanthe burle-marxii* und *Maranta leuconeura* auf ein Differenzierungsmuster zurückzuführen (vgl. Kap. 8.5).

Der Querschnitt durch den silbrig-grauen Bereich eines Blattes von *Ceropegia linearis* ssp. *woodii* in Abb. 9-9: zeigt eine Schicht hypodermähnlicher Zellen, die kleinere Chloroplasten enthalten als die darunterliegenden Palisadenzellen. Im grünen Bereich reichen die Palisadenzellen bis an die Epidermis heran (siehe Abb. 9-10:). Die Palisadenzellen liegen dichter aneinander als die hypodermähnlichen Zellen untereinander und mit der darunterliegenden Palisadenschicht. In der Nähe der hypodermähnlichen Zellen befinden sich verstärkt Interzellularräume. Nach dem Entlüften eines Blattes in der Vakuumpumpe ist das Blatt einheitlich grün. Das bestätigt die Annahme, dass Interzellularen vorhanden sind.

Das Differenzierungsmuster von *Ceropegia linearis* ssp. *woodii* wird zum einen durch Lufträume zwischen den Zellen und zum anderen durch das Vorhandensein verschiedener Zellformen hervorgerufen. In grünen Blattbereichen reichen die Palisadenzellen bis an die obere Epidermis heran. Im silbrig-grauen Bereichen des Blattes liegen zwischen den Palisadenzellen und der oberen Epidermis Zellen, die kleiner sind als die Palisadenzellen und Hypodermzellen ähneln (vgl. Abb. 9-10).

9.10 *Ilex* × *meserveae* 'Blue Angel'

Bei einem Querschnitt durch das Binnenfeld eines grünen Blattes von *Ilex* × *meserveae* 'Blue Angel' zeigen sich unterhalb der oberen Epidermis farblose Hypodermzellen, die von grünen Palisadenzellen und grünen hypodermähnlichen Zellen unterbrochen werden (siehe Abb. 9-11). Die Chloroplasten in den hypodermähnlichen Zellen sind genauso groß wie die der Palisadenzellen.

9.11 Untersuchungen an jungen Blättern

Die Untersuchungen wurden an jungen Blättern durchgeführt, die sich gerade entfaltet hatten. Bei den variegaten Blättern von *Schefflera arboricola* war das später unmaskierte Binnenfeld grün maskiert. Die variegaten Blätter von *Hoya carnosa* und *Nerium oleander* zeigten keine Maskierung des Binnenfeldes.

Querschnitte an jungen Blättern von *Schefflera arboricola* 'Henriette' (GWGG) (siehe Abb. 5-6), 'Gerda' (GGWW) (siehe Abb. 5-7), 'Gold Capella' (GGGW) (siehe Abb. 6-1) und einer grünen Form (GGGG) zeigen, dass die jungen Hypodermzellen den Idiotyp ihrer Schicht noch anzeigen. Die idiotypisch grünen Hypodermzellen enthalten kleine Chloroplasten, die sich von denen der Palisadenzellen deutlich in ihrer Größe unterscheiden. Die idiotypisch chlorophylldefekten Hypodermzellen enthalten vereinzelt chlorophylldefekte Plastiden (siehe Abb. 9-12).

Junge Hypodermzellen in Blättern von *Hoya carnosa* und *Nerium oleander* zeigen ihren Idiotyp nicht an. Sie enthalten keine Plastiden.

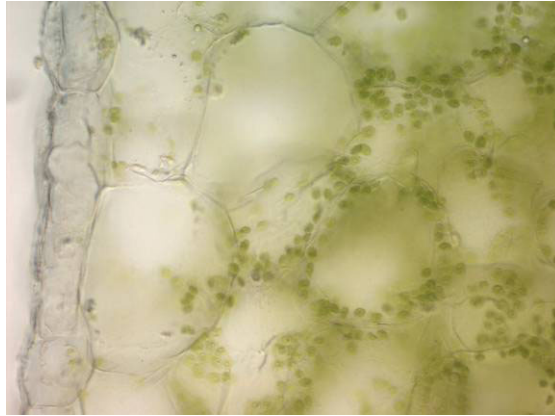


Abb. 9-7: Querschnitt durch ein Blatt der grünen Form von *Senecio macroglossus*: Unterhalb der oberen Epidermis liegt eine Zellreihe, die weniger und kleinere Chloroplasten enthält als das darunterliegende Mesophyll. (280fach)

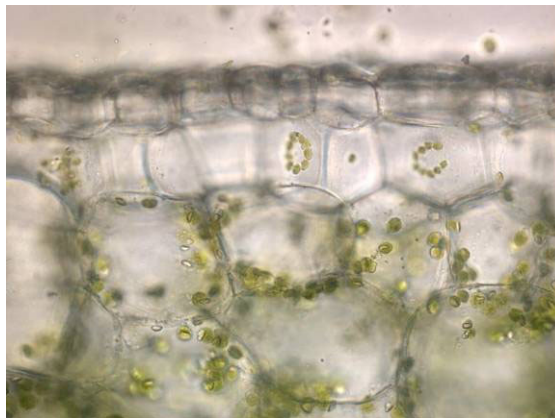


Abb. 9-8: Querschnitt durch einen Blattspross von *Schlumbergera spec.*: Die Zellen zwischen Epidermis und grünem Mesophyll sind bis auf einige kleine Chloroplasten farblos. (280fach)



Abb. 9-9: Querschnitt durch den silbrig-grauen Bereich eines Blattes von *Ceropegia linearis ssp. woodii*: Die hypodermähnlichen Zellen enthalten kleinere Chloroplasten als die darunterliegenden Zellen. (280fach)

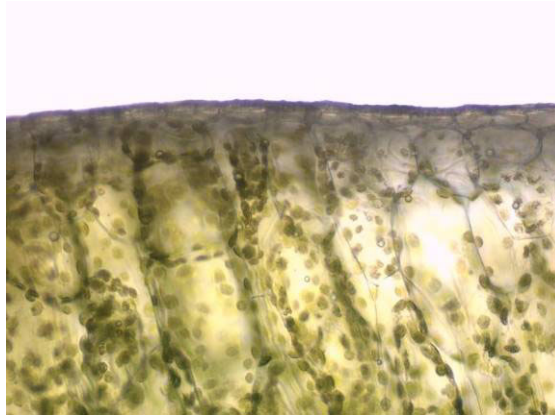


Abb. 9-10: Querschnitt durch einen Übergangsbereich von grün zu silbrig-grau eines Blattes von *C. linearis* ssp. *woodii*: Im grünen Bereich reichen die Palisadenzellen bis an die Epidermis heran. (130fach)

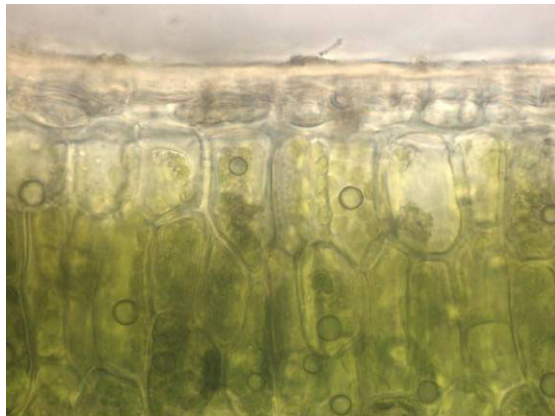


Abb. 9-11: Querschnitt durch ein Blatt von *Ilex* \times *meserveae* 'Blue Angel': Die Palisadenschicht wird von grünen, hypodermähnlichen Zellen und Palisadenzellen unterbrochen. (550fach)

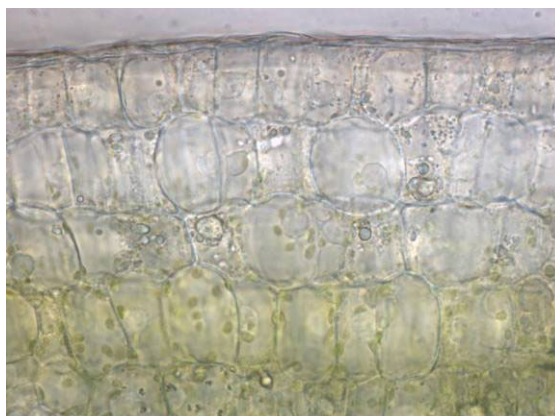


Abb. 9-12: Querschnitt durch ein junges Blatt von *Schefflera arboricola* 'Henriette' (GWGG): Beide Hypodermis-schichten zeigen ihren Idiotyp an. (550fach)

9.12 Hypodermähnliche Zellen

9.12.1 Chloroplasten

Bei *Hoya carnosa*, *Senecio macroglossus*, *Corynocarpus laevigatus* und *Ceropegia linearis* ssp. *woodii* sind die Chloroplasten der hypodermähnlichen Zellen kleiner und in geringerer Dichte vorhanden als im Assimilationsparenchym (siehe Abb. 9-2, Abb. 9-7 und Abb. 9-9). Bei *Polyscias scutellaria*, *Polyscias paniculata*, *×Fatshedera lizei*, *Hedera colchica* und *Ilex × meserveae* 'Blue Angel' sind die Chloroplasten dagegen genauso groß und häufig wie im Assimilationsparenchym (siehe Abb. 9-3, Abb. 9-5 und Abb. 9-11).

Bei *Schlumbergera spec.* und *Rhipsalidopsis gaertneri* sind die hypodermähnlichen Zellen fast farblos bis auf einen Ring von kleinen Chloroplasten in der Nähe des Zellkerns (siehe Abb. 9-8).

9.12.2 Abkunft

Mithilfe der chimärischen Weißrandform von *×Fatshedera lizei* lässt sich zeigen, dass die hypodermähnlichen Zellen von L2 abstammen. In der grünen Form liegt die hypodermähnliche Schicht direkt unterhalb der oberen Epidermis. Dass es sich hierbei nicht um eine Verdopplung der L1-bürtigen Epidermis handelt, zeigt die Weißrandform. Hier liegt unterhalb der Epidermis eine chlorophylldefekte Schicht, die einer anderen Scheitelschicht entspringen muss als die idiotypisch grüne Epidermis.

Bei einer grünen L2 (G) wie zum Beispiel bei *Hedera colchica* enthalten die hypodermähnlichen Zellen Chloroplasten. Bei einer chlorophylldefekten L2 (W) können sie Reste von chlorophylldefekten Plastiden enthalten wie zum Beispiel bei der Weißrandform (GWG) von *Senecio macroglossus*.

Bei der Weißkernform von *Corynocarpus laevigatus* und bei der grünen Form von *Hoya carnosa* liegen die hypodermähnlichen Zellen unterhalb des oberseitigen Hypoderms (siehe Abb. 6-16 und Abb. 9-1). Hier scheint sich die L2-bürtige Schicht durch perikline Teilungen verdoppelt zu haben. Dies ist gut anhand der Weißkernform *Corynocarpus laevigatus* 'Judandra' zu erkennen. Bei einer Maskierung des Binnenfeldes können zwischen dem L2-bürtigen farblosen, idiotypisch grünen Hypoderm und dem chlorophylldefekten, L3-bürtigen Mesophyll eine bis mehrere grüne Schichten liegen, die L2-bürtig, aber auch L3-bürtig sein können. Sie können hypodermähnlich oder palisadenförmig sein.

9.12.3 Abgrenzung der hypodermähnlichen Zellen von den Hypodermzellen

Hypodermale und hypodermähnliche Zellen stammen von L2 ab. Hypodermzellen enthalten keine Plastiden. Sie sind farblos und zeigen den Idiotyp der L2 nicht an. Hypodermähnliche Zellen enthalten Plastiden und zeigen so den Idiotyp der L2-Schicht an. In Bezug auf die Chloroplasten können die Zellen denen des Assimilationsparenchyms gleichen. Sie können aber auch weniger oder nur vereinzelt Chloroplasten enthalten, die dann meist kleiner sind als die des Assimilationsparenchyms.

Enthalten die eigentlich farblosen Hypodermzellen kleine Plastiden, so werden sie zu hypodermähnlichen Zellen, die eine Maskierung des unmaskierten Binnenfeldes hervorrufen können.

Hypodermähnliche Zellen können gleichzeitig mit Hypoderm auftreten wie bei *Hoya carnosa* und *Corynocarpus laevigatus* oder ohne Hypoderm wie beispielsweise bei *Rhipsalidopsis gaertneri* und *Senecio macroglossus*.

Die hypodermähnliche Schicht muss nicht durchgehend sein. Sie kann wie das Hypoderm unterbrochen sein. Bei *Ceropegia linearis* ssp. *woodii* ist die hypodermähnliche Schicht nicht durchgehend. Sie ist nur im silbrig-grauen Bereich des Blattes vorhanden. *Ilex × meserveae* 'Blue Angel' zeigt ein variables Hypoderm, das dem von *Polyscias scutellaria* und *Polyscias paniculata* ähnlich ist. Die durchgehende Hypodermis wird von grünen hypodermähnlichen Zellen und Palisadenzellen unterbrochen.

9.12.4 Hypodermähnliche Zellen als Vorläufer der hypodermalen Zellen?

Es ist durchaus möglich, dass die Hypodermzellen aus chloroplastenhaltigen Mesophyllzellen hervorgegangen sind. Dies zeigt sich in der Ausbildung hypodermähnlicher Zellen und an jungen Hypodermzellen, die noch Plastiden enthalten. Bei periklinen Teilungen der L2 können sowohl farblose Hypodermis-schichten als auch hypodermähnliche Zellen, die den Idiotyp anzeigen, differenzieren. Auch die Bildung von Palisaden- oder Schwammparenchymzellen ist nicht ausgeschlossen. In Weißkernformen zeigen die durch perikline Teilungen entstandenen L2-bürtigen Schichten, dass aus einer phänotypisch farblosen Schicht grüne Schichten mit intakten Chloroplasten entstehen können. Die Ausbildung hypodermähnlicher Schichten kann der Beginn einer Hypodermbildung sein.

10 Untersuchungen an verwandten Arten

10.1 Einführung

Die Hypodermausprägung bei den *Bromeliaceae* variiert stark. Nach der Stärke ihrer Hypodermis Schichten können sie in zwei Blattstrukturtypen unterschieden werden: der *Cryptanthus*-Typ bildet wenig oder gar kein Hypoderm aus und der *Billbergia*-Typ besitzt ein mehrschichtiges Hypoderm. Zum *Cryptanthus*-Typ werden u. a. die Gattungen *Aechmea*, *Nidularium* und *Tillandsia* gestellt (vgl. Kap. 8.2; NAPP-ZINN, 1973; BIELE, 1992).

Um feststellen zu können, wie stark die Hypodermausprägung bei nahe verwandten Arten oder Gattungen variieren kann, wurden verfügbare Vertreter der Gattungen *Ilex* und *Tradescantia* und der Familien der *Araliaceae* und *Crassulaceae* untersucht. Aus jeder der Gattungen und Familien wurde in dieser Arbeit bisher mindestens ein Vertreter untersucht.

Die multiseriate Epidermis ist bei einigen Gattungen so häufig anzutreffen, dass es für diese ein Bestimmungsmerkmal ist. Zu diesen Gattungen gehören *Ficus*, *Begonia* und *Peperomia* (vgl. Kap. 2.5). Verschiedene *Ficus*-Arten wurden hinsichtlich der Variabilität der multiseriaten Epidermis untersucht.

10.2 Gattung *Ilex*

10.2.1 Untersuchte Arten

Aus der Gattung *Ilex* wurde bereits *Ilex × meserveae* in Kap. 9.10 untersucht. Unterhalb der oberen Epidermis von 'Blue Angel' befindet sich ein variables Hypoderm, das einschichtig vorliegt. Es wird stellenweise von Palisadenzellen und hypodermähnlichen Zellen unterbrochen (siehe Abb. 10-1). Bei den Sorten 'Blue Prince' und 'Blue Princess' sind weder ein Hypoderm noch hypodermähnliche Zellen vorhanden (siehe Abb. 10-2).

Unterhalb der oberen Epidermis von *Ilex aquifolium* 'Alaska' liegt, wie in Abb. 10-3, ein mindestens einschichtiges Hypoderm, das an einigen Stellen auch zweischichtig vorliegt. Dass es sich um ein Hypoderm handelt, haben BERGANN & BERGANN (1983b) nachweisen können.

Ilex × altaclerensis 'Wilsonii' besitzt zwischen Epidermis und Palisadenschicht weder ein Hypoderm noch eine hypodermähnliche Schicht (siehe Abb. 10-4).

Ein Querschnitt durch das Binnenfeld eines Blattes von *Ilex crenata* 'Stokes' zeigt große Epidermiszellen, die Wasserspeicherzellen ähneln. Über weite Strecken weisen die Epidermiszellen der Blattoberseite perikline Teilungswände auf. Die doppelten Epidermiszellen ragen tropfenförmig in die Palisadenschicht hinein (siehe Abb. 10-5 und Abb. 10-6). Die Sorten 'Convexa' und 'Golden Gem' besitzen ebenfalls an der Blattoberseite doppelte Epidermiszellen, die perikline Teilungswände aufweisen (siehe Abb. 10-6). Bei beiden ist die Häufigkeit jedoch geringer als bei 'Stokes'.

10.2.2 Verschiedene Ausprägungen von L1- und L2-bürtiger Schicht

Bei den untersuchten *Ilex*-Arten konnten verschiedene Anpassungsmöglichkeiten an eine trockene bzw. strahlungsreiche Umwelt festgestellt werden. Gleich ist ihnen allen, dass die Kutikula an der Blattober- und –unterseite sehr stark ausgeprägt ist. Es gibt *Ilex*-Arten, die ohne äußeres Wassergewebe auskommen. Doch gleichermaßen gibt es *Ilex*-Arten, die ein äußeres Wassergewebe in Form eines regelmäßigen bzw. variablen Hypoderms oder einer multiseriaten Epidermis besitzen (siehe Abb. 10-1 bis Abb. 10-6 und Tab. 10-1).

Ilex aquifolium weist an der Blattoberseite ein L2-bürtiges Hypoderm auf. *Ilex* × *meserveae* 'Blue Angel' zeigt Ansätze eines Hypoderms. *Ilex* × *meserveae* 'Blue Prince' und 'Blue Princess' und *Ilex* × *altaclerensis* 'Wilsonii' zeigen dagegen kein Hypoderm. Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Sorten von *Ilex* × *meserveae* könnten damit erklärt werden, dass nicht alle Sorten aus der Kreuzung *Ilex aquifolium* × *Ilex rugosa* hervorgegangen sind, sondern andere Eltern haben, oder dass das Merkmal "Hypoderm" unterschiedlich vererbt wird (vgl. BAAS, 1978; NAPP-ZINN, 1988).

Ilex crenata besitzt ebenfalls kein Hypoderm an der Blattoberseite. Die Epidermiszellen sind im Vergleich zu den anderen untersuchten *Ilex*-Arten größer und haben zum Teil perikline Teilungswände. Bei *Ilex crenata* kann die Entwicklung einer multiseriaten Epidermis beobachtet werden.

Tab. 10-1: Verschiedene Ausprägungen der L1- und L2-bürtigen Schicht bei Vertretern der Gattung *Ilex*.

Art	Ausprägung des äußeren Wasserspeichergewebes
<i>Ilex</i> × <i>altaclerensis</i>	kein Hypoderm
<i>Ilex</i> × <i>meserveae</i> 'Blue Prince'	kein Hypoderm
<i>Ilex</i> × <i>meserveae</i> 'Blue Princess'	kein Hypoderm
<i>Ilex</i> × <i>meserveae</i> 'Blue Angel'	variables Hypoderm und hypodermähnliche Zellen an der Blattoberseite
<i>Ilex aquifolium</i>	einschichtiges Hypoderm an der Blattoberseite
<i>Ilex crenata</i>	stellenweise perikline Teilung der Epidermiszellen

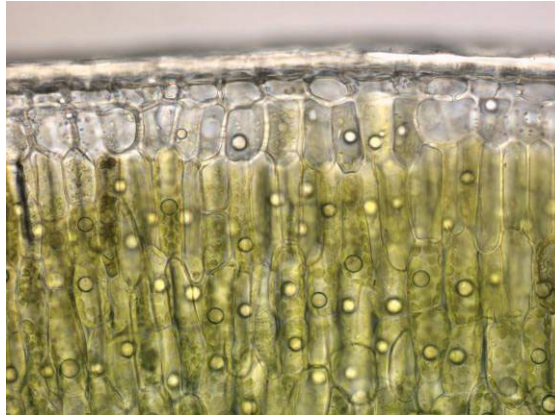


Abb. 10-1: Querschnitt durch ein Blatt von *Ilex x meserveae* 'Blue Angel': Unterhalb der oberen Epidermis liegt ein variables Hypoderm. (280fach)

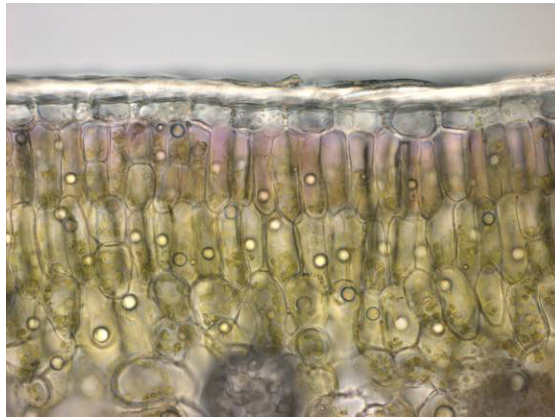


Abb. 10-2: Querschnitt durch ein Blatt von *Ilex x meserveae* 'Blue Prince': Zwischen Epidermis und Palisadenparenchym liegt kein Hypoderm. (280fach)

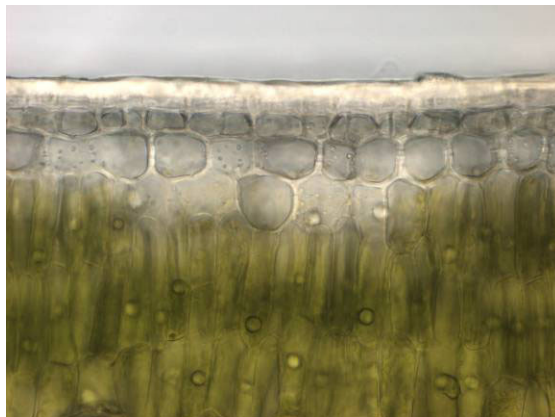


Abb. 10-3: Querschnitt durch ein Blatt von *Ilex aquifolium* 'Alaska': Unterhalb der oberen Epidermis liegt ein einschichtiges Hypoderm, das stellenweise auch zweischichtig sein kann. (280fach)

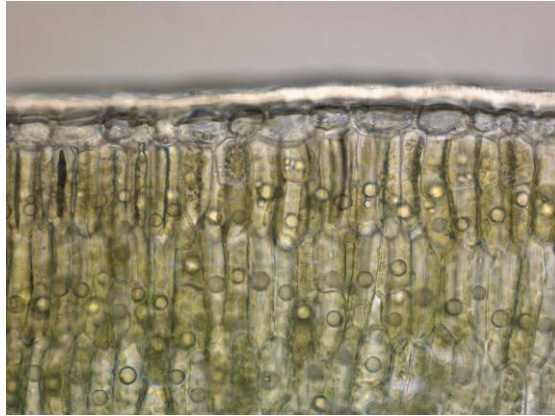


Abb. 10-4: Querschnitt durch ein Blatt von *Ilex* \times *altaclerensis* 'Wilsonii': Zwischen Epidermis und Palisadenparenchym liegt keine hypodermale Schicht. (280fach)

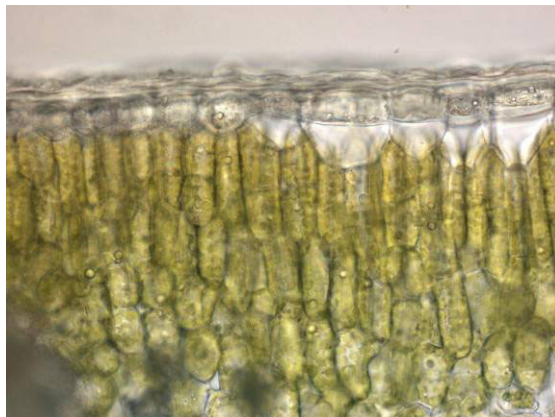


Abb. 10-5: Querschnitt durch ein Blatt von *Ilex crenata* 'Stokes': Die Epidermis weist stellenweise perikline Teilungswände auf. (280fach)

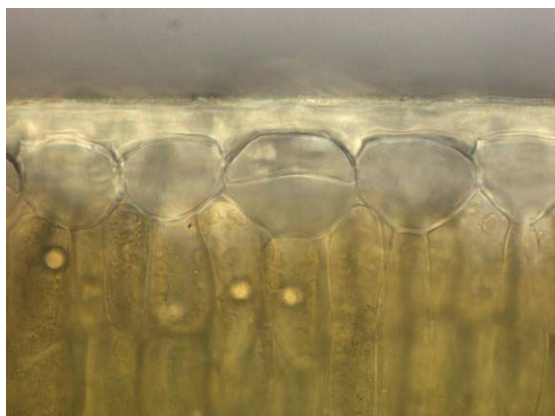


Abb. 10-6: Querschnitt durch ein Blatt von *Ilex crenata* 'Convexa': Die perikline Teilungswand in der Epidermiszelle ist deutlich zu sehen. (550fach)

10.3 Gattung *Tradescantia*

10.3.1 *Tradescantia spathacea*

Der Blattaufbau von *Tradescantia spathacea* wurde bereits in Kap. 8.3 vorgestellt. Unterhalb der oberen und der unteren Epidermis befindet sich ein mindestens einschichtiges Hypoderm. Das oberseitige Hypoderm ist an einigen Stellen zweischichtig. Epidermis- und Hypodermzellen sind sehr groß (siehe Abb. 10-7).

10.3.2 *Tradescantia zanonii* 'Mexican Flag'

Das Blatt der Weißrandform *Tradescantia zanonii* 'Mexican Flag' hat einen weißen Rand und ein unmaskiertes grünes Binnenfeld, das von mehr oder weniger breiten weißen Streifen maskiert wird (siehe Abb. 10-8).

Auf die obere Epidermis folgt ein einschichtiges, großlumiges, farbloses Hypoderm mit dünnen Zellwänden. Daran schließt sich in grünen Blattbereichen grünes Gewebe an, das bis an eine chlorophylldefekte Mesophyllschicht reicht. In maskierten Bereichen wird das grüne Gewebe auf der Ober- und Unterseite von chlorophylldefektem Gewebe umschlossen. Die untere Epidermis besitzt große Zellen, die den Hypodermzellen an der Blattoberseite ähnlich sind. Die Schließzellen enthalten Chloroplasten.

BIELE (1992) nahm nach einer Untersuchung von *Tradescantia zanonii* 'Mexican Flag' eine Schichtung von GWG an, wobei er auf der Oberseite eine durchgehende doppelte Epidermis feststellte. Bei eigenen Untersuchungen konnte diese Behauptung jedoch nicht untermauert werden. Durch die an die untere Epidermis anschließende chlorophylldefekte Schicht kann die L2-bürtige Schicht als chlorophylldefekt eingestuft werden. An der Oberseite müsste bei Vorhandensein einer doppelten Epidermis eine chlorophylldefekte Schicht zwischen doppelter Epidermis und grünem Mesophyll im unmaskierten Binnenfeld zu sehen sein. An dieser Stelle befindet sich jedoch keine zusätzliche chlorophylldefekte Schicht. Das farblose Wassergewebe an der Blattoberseite ist L2-bürtig und damit idiotypisch chlorophylldefekt. Es ist unabhängig von der grünen L1. Es handelt sich um ein Hypoderm, das idiotypisch chlorophylldefekt ist.

10.3.3 Weitere *Tradescantia*-Arten

Die Epidermis von *Tradescantia fluminensis* 'Variegata' ist einschichtig, weist aber an einigen Stellen perikline Teilungswände auf.

Tradescantia albiflora 'Albo-Vittata' hat im Gegensatz zu *Tradescantia fluminensis* ein dünneres Blatt. Die obere Epidermis ist einschichtig, besteht jedoch aus großen Zellen. Die Zellen der unteren Epidermis sind kleiner.

10.3.4 Verschiedene Ausprägungen des Wasserspeichergewebes

Innerhalb der Gattung *Tradescantia* können verschiedene Formen von äußeren Wasserspeichergeweben beobachtet werden: eine einfache, wasserspeichernde Epidermis wie bei *Tradescantia albiflora*, eine teilweise verdoppelte Epidermis wie bei *Tradescantia fluminensis* und ein Hypoderm wie bei *Tradescantia zanoniana* und *Tradescantia spathacea* (siehe Tab. 10-2). Kritisch betrachtet werden muss jedoch die neue Einordnung von *Rhoeo spathacea* und *Campelia zanoniana* zur Gattung *Tradescantia* (ENCKE et al., 1984; EHRHARDT et al., 2002), da hier im Vergleich zu den hier erwähnten anderen Vertretern der Gattung ein Hypoderm ausgebildet wird.

Tab. 10-2: Verschiedene Ausprägungen der L1- und L2-bürtigen Schicht bei Vertretern der Gattung *Tradescantia*

Art	Ausprägung des äußeren Wasserspeichergewebes
<i>Tradescantia albiflora</i>	einfache Epidermis mit großen Zellen
<i>Tradescantia fluminensis</i>	stellenweise multiseriate Epidermiszellen
<i>Tradescantia zanoniana</i>	einschichtiges Hypoderm an der Blattoberseite
<i>Tradescantia spathacea</i>	ein- bis zweischichtiges Hypoderm an der Blattoberseite, einschichtiges Hypoderm an der Blattunterseite

10.4 Familie Araliaceae

10.4.1 Gattung *Schefflera*

Schefflera arboricola besitzt unterhalb der oberen Epidermis ein durchgehendes zweischichtiges, farbloses Hypoderm (siehe Abb. 6-2 bis Abb. 6-6). Die beiden Hypodermisichten stammen von zwei voneinander unabhängigen Scheitelschichten L2 und L3 ab (vgl. RASHID, 1993).

Ein Querschnitt durch das Binnenfeld der Weißrandform *Schefflera veitchii* 'Castor' zeigt, dass die L2-bürtige Schicht als chlorophylldefekte Palisadenschicht ausgebildet ist. Auf der Blattunterseite ist die L2-bürtige Schicht mit gelbgrünen Plastiden besetzt. Einige Zellen enthalten roten Farbstoff. In den Schließzellen sind Chloroplasten. An die chlorophylldefekte Palisadenschicht schließt sich eine grüne an. Die Scheitelkonstitution kann als GWG abgeleitet werden.

Ein Querschnitt durch das Blatt einer grünen Form von *Schefflera elegantissima* zeigt direkt unterhalb der oberen Epidermis zwei Reihen grüner Palisadenzellen. Im Anschluss an die untere Epidermis befindet sich in der ersten Schwammparenchymreihe roter Farbstoff, der das Blatt kupferrot erscheinen lässt. In den Blättern befindet sich kein Hypoderm zwischen der Epidermis und den jeweils sich anschließenden Mesophyllschichten.

10.4.2 Weitere untersuchte Arten

Die Blätter von *Polyscias paniculata* zeigen unter der oberen Epidermis ein einschichtiges Hypoderm, das von hypodermähnlichen Zellen unterbrochen wird (siehe Abb. 6-13 und Abb. 9-4). In der Weißkernform wird es in stark maskierten Blättern auch von grünen Palisadenzellen unterbrochen. Die hypodermähnlichen Zellen sind in ihrer Form den Hypodermzellen ähnlich, enthalten aber Chloroplasten.

Polyscias scutellaria weist wie *Polyscias paniculata* unterhalb der oberen Epidermis ein einschichtiges, nicht durchgehendes Hypoderm auf, das von hypodermähnlichen Zellen und Palisadenzellen unterbrochen wird (siehe Abb. 6-9 und Abb. 9-4).

×*Fatshedera lizei* besitzt unterhalb der oberen Epidermis eine hypodermähnliche Schicht, deren Zellen Chloroplasten enthalten (siehe Abb. 9-5 und Abb. 9-6).

Hedera colchica weist unterhalb der oberen Epidermis eine hypodermähnliche Schicht auf, deren Zellen Chloroplasten enthalten (siehe Abb. 10-9).

Der Querschnitt durch ein grünes Blatt von *Fatsia japonica* zeigt, dass sich unter der oberen Epidermis grüne Mesophyllzellen befinden, die sowohl langgestreckt als auch gestaucht sein können. Die Zellen sind länglich wie die darunterliegenden Palisadenzellen, aber kürzer und dicker (siehe Abb. 10-10). In Leitbündelnähe werden die Zellen dieser Schicht hypodermähnlich und sklerenchymatisch. Sie sind jedoch immer mit Chloroplasten besetzt. Auch auf der Blattunterseite konnte keine farblose Hypodermis festgelegt werden.

10.4.3 Verschiedene Ausprägungen der L2-bürtigen Schicht

Trotz Ähnlichkeiten im äußeren Erscheinungsbild der Blätter gibt es in Hinsicht auf die Ausbildung eines Hypoderms Unterschiede bei den Vertretern der *Araliaceae* (siehe Tab. 10-3). Einzig *Schefflera arboricola* besitzt ein zweischichtiges, farbloses Hypoderm, das durchgehend ist. Schon die Vertreter der Gattung *Polyscias* zeigen kein durchgehendes Hypoderm mehr. Es ist vorhanden, wird aber an einigen Stellen von hypodermähnlichen Zellen und Palisadenzellen unterbrochen. ×*Fatshedera lizei* und *Hedera colchica* zeigen eine hypodermähnliche Schicht. *Fatsia japonica*, *Schefflera veitchii* und *Schefflera elegantissima* weisen weder ein Hypoderm noch eine hypodermähnliche Schicht auf. Die letzteren beiden können wahrscheinlich nur bedingt mit *Schefflera arboricola* verglichen werden, da sie bis vor kurzem noch als der Gattung *Dizygotheca* zugehörig geführt wurden (EHRHARDT et al., 2002; PLUNKETT et al., 2004b).

Tab. 10-3: Verschiedene Ausprägungen der L2-bürtigen Schicht bei Vertretern der *Araliaceae*

Art	Ausprägung des L2-bürtigen Wasserspeichergewebes
<i>Schefflera elegantissima</i>	kein Hypoderm
<i>Schefflera veitchii</i>	kein Hypoderm
<i>Fatsia japonica</i>	kein Hypoderm
<i>Hedera colchica</i>	hypodermähnliche Schicht an der Blattoberseite
<i>×Fatshedera lizei</i>	hypodermähnliche Schicht an der Blattoberseite
<i>Polyscias paniculata</i>	variables Hypoderm und hypodermähnliche Zellen an der Blattoberseite
<i>Polyscias scutellaria</i>	variables Hypoderm und hypodermähnliche Zellen an der Blattoberseite
<i>Schefflera arboricola</i>	zweischichtiges Hypoderm an der Blattoberseite

10.5 Familie *Crassulaceae*

10.5.1 Gattung *Crassula*

Crassula ovata wurde bereits in Kap. 6.8 untersucht. Unterhalb der Epidermis ist beidseitig ein farbloses Hypoderm ausgebildet. Das Mesophyll besteht aus wasserspeichernden, chlorophyllführenden Zellen (siehe Abb. 6-26 bis Abb. 6-29).

Ein Querschnitt durch das Binnenfeld eines Weißkernblattes von *Crassula lactea* zeigt unterhalb der Epidermis eine Schicht Wasserspeicherzellen, die sich von den darunterliegenden Mesophyllzellen in ihrer Form unterscheiden und nur vereinzelt sehr wenige Chloroplasten enthalten. Im Binnenfeld reicht ein schmaler Bereich chlorophylldefekter Zellen bis an das Wassergewebe heran. Bei dem Wassergewebe handelt es sich um hypodermähnliche Zellen, deren Konstitution zum einen an den wenigen Chloroplasten als auch an dem breiten L2-bürtigen, grünen Randbereich erkannt werden kann. Die L2-bürtigen hypodermähnliche Zellen zeigen perikline Teilungen, die ebenfalls den Status der L2-Schicht erkennen lassen. Die Weißkernform hat die Konstitution GGW.

10.5.2 Gattung *Sedum*

Das Binnenmesophyll von *Sedum nussbaumerianum* besteht aus großen, dünnwandigen Wasserspeicherzellen, die kleine Chloroplasten enthalten. Zwischen Epidermis und grünem Mesophyll befinden sich ein bis zwei Schichten farblosen Gewebes, das aus epidermis- und mesophyllähnlichen Zellen besteht (siehe Abb. 10-11). In einigen Zellen befinden sich wenige Chloroplasten in Zellkernnähe. Der rote Farbstoff ist in der Subepidermalen lokalisiert. Eine Zuordnung des äußeren Wassergewebes ohne eine variegata Form ist spekulativ. Es kann sich demnach sowohl um ein Hypoderm als auch um eine multiseriate Epidermis handeln.

Ein Querschnitt durch das Rundblatt von *Sedum rubrotinctum* zeigt den Aufbau eines sukkulenten Blattes. An der Blattaußenseite sind kleine, flache Epidermiszellen zu sehen. Unterhalb der Epidermis befindet sich wasserreiches Mesophyll. Die Größe der Zellen nimmt nach innen hin zu. Alle Mesophyllzellen führen Chloroplasten. Unterhalb der Epidermis befindet sich kein farbloses Wassergewebe, das auf das Vorhandensein einer multiseriaten Epidermis oder eines Hypoderms hindeuten würde. Auch die Mesophyllzellen direkt unterhalb der Epidermis zeigen keine Hypoderm- oder Epidermisform.

Sedum sieboldii 'Mediovariegatum' zeigt ein unmaskiertes weißes Binnenfeld. Ein Querschnitt im Übergangsbereich zwischen Binnenfeld und Randbereich zeigt unterhalb der oberen Epidermis Palisadenzellen, die im weißen Bereich chlorophylldefekt und im grünen Randbereich grün sind. Der Übergang erfolgt allmählich. Im weißen Bereich reichen die chlorophylldefekten Zellen von der oberen bis zur unteren Epidermis. Das unmaskierte Binnenfeld wird durch negative Partnerinduktion hervorgerufen, bei der die genotypisch und phänotypisch grünen Zellen durch den Einfluss der chlorophylldefekten Zellen ausbleichen (POHLHEIM, 1984).

Der Querschnitt durch ein Blatt von *Sedum kamtschaticum* zeigt, dass die wasserreichen Mesophyllzellen in Palisaden- und Schwammparenchym unterschieden werden können. Die Epidermiszellen sind flach und klein. Es lässt sich kein Hinweis auf ein Hypoderm oder eine hypodermähnliche Schicht finden. Unterhalb der oberen Epidermis befinden sich palisadenähnliche Zellen, die Chlorophyll führen.

10.5.3 Verschiedene Ausbildung des Wasserspeichergewebes

In der Familie der *Crassulaceae* zeigt sich eine Anpassung an trockene Standorte. Die Blätter enthalten wasserpeicherndes Gewebe, das innen und/oder außen liegen kann (siehe Tab. 10-4). Bei *Crassula ovata* konnte zudem ein wasserpeicherndes Hypoderm und bei *Crassula lactea* hypodermähnliche Zellen entdeckt werden. *Sedum nussbaumerianum* zeigt unterhalb der Epidermis farblose Wasserspeicherzellen, deren Herkunft jedoch nicht ermittelt werden konnte.

Tab. 10-4: Verschiedene Ausprägungen der L1- und L2-bürtigen Schicht bei Vertretern der *Crassulaceae*

Art	Ausprägung des äußeren Wasserspeichergewebes
<i>Sedum kamtschaticum</i>	kein Hypoderm
<i>Sedum sieboldii</i>	kein Hypoderm
<i>Sedum rubrotinctum</i>	kein Hypoderm
<i>Sedum nussbaumerianum</i>	äußeres Wasserspeichergewebe
<i>Crassula lactea</i>	eine Schicht hypodermähnlicher Zellen an der Blattoberseite
<i>Crassula ovata</i>	einschichtiges Hypoderm an der Blattober- und -unterseite

10.6 Gattung *Ficus*

10.6.1 Untersuchte Arten

Auf der Blattoberseite von *Ficus elastica* befindet sich eine drei- bis vierschichtige multiseriate Epidermis. Die erste auf die Epidermis folgende Zellreihe ist nur geringfügig größer als die Epidermis. Die beiden darauffolgenden Schichten sind sehr viel größer. Auf der Blattunterseite ist eine zweischichtige Epidermis zu erkennen. Die Epidermiszellen sind farblos und enthalten nur selten Plastidenreste. Der perikline Ursprung der multiseriaten Epidermis ist deutlich am Aufbau der Schichten zu erkennen (vgl. FAHN, 1967).

Sowohl auf der Blattoberseite als auch auf der Blattunterseite von *Ficus rubiginosa* 'Variegata' ist eine multiseriate Epidermis vorhanden. An der Oberseite ist sie drei- bis vierschichtig, an der Unterseite zweischichtig. Die Zellen der oberen multiseriaten Epidermis sind nicht so voluminös wie die von *Ficus elastica*. *Ficus rubiginosa* 'Variegata' zeigt ähnlich wie *Corynocarpus laevigatus* 'Variegata' grüne Flecken im weißen Rand. Es ist zu vermuten, dass diese ähnlich wie bei *Corynocarpus laevigatus* durch ein Ergrünen der chlorophylldefekten Komponente zustande kommen (vgl. Kap. 6.6 und 6.10.2).

Die Weißrandform von *Ficus deltoidea* (GWG) besitzt nur an der Blattoberseite eine multiseriate Epidermis, die zwei- bis dreischichtig ist. Die innere der Epidermisschichten zeigt großlumige Zellen (siehe Abb. 10-2). Auf der Blattunterseite befindet sich eine einschichtige Epidermis ohne perikline Teilungswände.

An der Oberseite eines Blattes von *Ficus benjamina* befindet sich eine zweischichtige multiseriate Epidermis. An einigen Stellen kann sie auch dreischichtig sein. Auf der Blattunterseite ist eine zweischichtige Epidermis ausgebildet.

Ficus pumila 'Emmen' und 'Bellus' zeigen auf beiden Blattseiten eine einschichtige Epidermis mit großen Zellen. An einigen Stellen sind an der Blattoberseite perikline Teilungen der Epidermiszellen zu beobachten.

10.6.2 Verschiedene Ausbildung der L1-bürtigen multiseriaten Epidermis

Bei den untersuchten Vertretern der Gattung *Ficus* konnte eine verschiedene Ausprägung der L1-bürtigen multiseriaten Epidermis festgestellt werden (siehe Tab. 10-5). *Ficus pumila* zeigt eine einfache Epidermis an der Blattoberseite, die stellenweise perikline Teilungen aufweist. *Ficus deltoidea* besitzt nur an der Blattoberseite eine multiseriate Epidermis, während *Ficus benjamina*, *Ficus rubiginosa* und *Ficus elastica* eine beidseitig ausgebildete multiseriate Epidermis aufweisen. Sie unterscheiden sich sowohl in der Anzahl der Schichten, als auch in der Größe der einzelnen Zellreihen, wobei eine Tendenz zu größeren Zellen in Richtung Mesophyll zu erkennen war.

Tab. 10-5: Verschiedene Ausprägungen der L1-bürtigen Schicht bei Vertretern der Gattung *Ficus*

Art	Ausprägung des L1-bürtigen Wasserspeichergewebes
<i>Ficus pumila</i>	großzellige einschichtige Epidermis mit vereinzelt periklinen Teilungen
<i>Ficus deltoidea</i>	zweischichtige Epidermis an der Blattoberseite
<i>Ficus benjamina</i>	zwei- bis dreischichtige Epidermis an der Blattoberseite, zweischichtig an der Blattunterseite
<i>Ficus elastica</i>	drei- bis vierschichtige Epidermis an der Blattoberseite, zweischichtig an der Blattunterseite
<i>Ficus rubiginosa</i>	drei- bis vierschichtige Epidermis an der Blattoberseite, zweischichtig an der Blattunterseite

10.7 Verschiedene Formen der Wasserspeichergewebbildung bei verwandten Arten

Innerhalb der fünf untersuchten Gruppen konnte eine große Variabilität bei der Ausbildung eines Wasserspeichergewebes festgestellt werden. Neben Arten mit Hypoderm bzw. multiseriater Epidermis gibt es Arten ohne äußeres Wasserspeichergewebe. Zusätzlich können innerhalb einer Gattung sowohl epidermale und hypodermale Wasserspeichergewebe als auch keine äußeren Wasserspeichergewebe auftreten wie bei *Ilex* und *Tradescantia*. Innerhalb der Gattung *Ficus* kann eine Tendenz von dem Beginn der Entwicklung einer multiseriaten Epidermis bei *Ficus pumila* zu einer beidseitig ausgeprägten multiseriaten Epidermis wie bei *Ficus elastica* festgestellt werden.

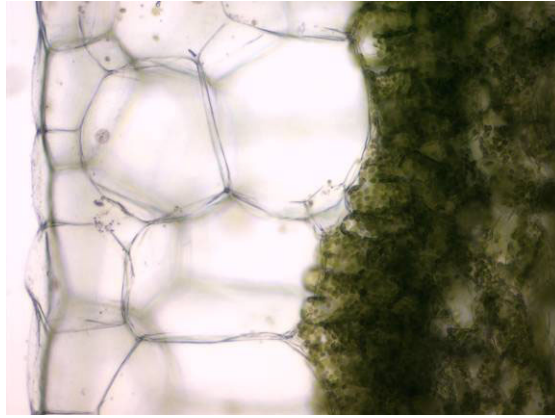


Abb. 10-7: Querschnitt durch ein Blatt von *Tradescantia spathacea* 'Tricolor' (WR): Epidermis- und Hypodermiszellen sind sehr großlumig. (130fach)



Abb. 10-8: Weißrandform *Tradescantia zanonii* 'Mexican Flag' (GWG).

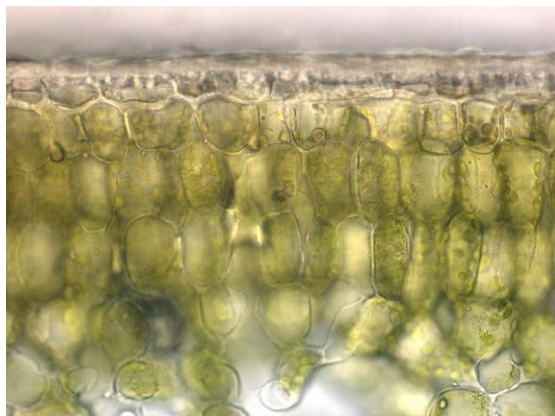


Abb. 10-9: Querschnitt durch ein Blatt von *Hedera colchica*: Zwischen der Epidermis und der Palisadenschicht liegt eine grüne, hypodermähnliche Schicht. (280fach)



Abb. 10-10: Querschnitt durch ein grünes Blatt von *Fatsia japonica*: Unter der oberen Epidermis liegen sowohl langgestreckte als auch gestauchte hypodermähnliche Mesophyllzellen. (280fach)

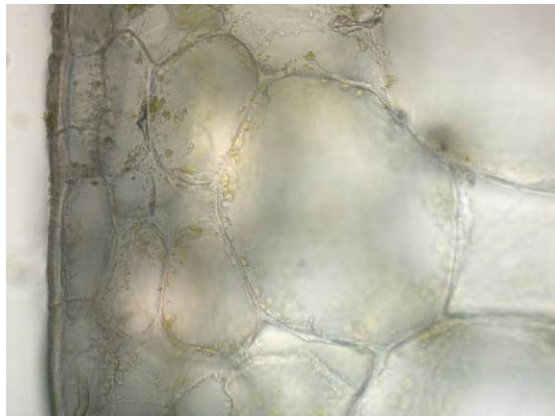


Abb. 10-11: Querschnitt durch ein Blatt von *Sedum nussbaumerianum*: Die beiden Zellreihen unterhalb der Epidermis sind als Wasserspeichergewebe differenziert. (280fach)

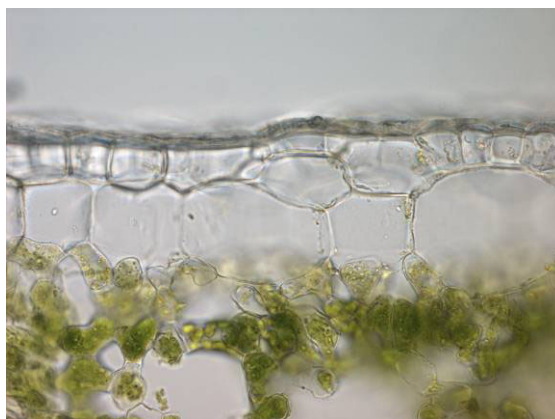


Abb. 10-12: Querschnitt durch ein Blatt der Weißrandform von *Ficus deltoidea* (GWG): An der Blattoberseite befindet sich eine zwei- bis dreischichtige multiseriate Epidermis. (280fach)

11 Lebensformen und ihre Anpassungserscheinungen

11.1 Einführung

Lebensformen lassen sich aufgrund funktioneller Ähnlichkeiten in Gruppen einteilen. Über viele Evolutionsschritte entstehen Konvergenzen, die sich ökomorphologisch gleichen (TISCHLER, 1993). Die bisher untersuchten Arten können aufgrund ökomorphologischer Konvergenzen bestimmten Lebensformgruppen zugeordnet werden.

Die näher zu beleuchtenden Lebensformgruppen sind die Epiphyten der tropischen Regenwälder und Nebelwälder Mittel- und Südamerikas, die Hemiepiphyten und Baumwürger, die Schattenpflanzen des tropischen Regenwaldes und die Hartlaubgewächse der mediterranen Subtropen. Zusätzlich wurden auch andere Arten untersucht, die ebenfalls diesen Gruppen zugeordnet werden.

Schließlich werden weitere xeromorphe Anpassungserscheinungen kurz beleuchtet, die bei den untersuchten Arten aufgetreten sind.

11.2 Epiphyten

Epiphyten leben in den tropischen Regenwäldern und Nebelwäldern Mittel- und Südamerikas. Sie sind eine besondere Lebensform, die nicht auf dem Boden, sondern als Aufsitzer auf anderen Pflanzen lebt, ohne diese zu schädigen. Epiphytische Moose und Flechten leben an der Stammbasis. Weitere epiphytische Arten verteilen sich in allen Etagen bis in die Kronenhöhe. Drei Epiphytengruppen, die in den oberen Etagen leben, werden näher betrachtet. Gemeinsam ist ihnen allen, dass sie Transpirations- und Wasserverluste vermeiden müssen. Sie haben keinen Zugang zu Grundwasser und daher spezielle Mechanismen zur Wasseraufnahme entwickelt (RICHTER, 2001). Sie sind in der Lage kurze Trockenphasen zu überstehen. Es wird angenommen, dass mindestens 57 % der Epiphyten über den CAM-Stoffwechsel verfügen (LÜTTGE, 2004).

11.2.1 Epiphytische Bromelien

Bromelien, darunter auch die in dieser Arbeit untersuchten Arten, zeigen einen ausgeprägten xeromorphen Blattbau, der selbst bei der Erdbromelie *Pitcairnia corallina* auftritt. Die Epidermisschicht mit aufgelagerter Kutikula ist meist schon bei jungen Blättern abgeschilfert. Darunter kommt ein Hypoderm zum Vorschein, das die Aufgaben der Epidermis in Hinsicht auf ein Abschlussgewebe übernimmt. Die Zellwände der Hypodermzellen sind stark verdickt. Auf der Blattoberseite ist das Hypoderm mehrschichtig. Unterhalb der verdickten Hypodermzellen liegen wasserreiche Hypodermzellen (vgl. Abb. 8-1, Abb. 8-2, Abb. 8-5, Abb. 11-2). Das so gespeicherte Wasser wird nur langsam wieder abgegeben. Die Wasseraufnahme erfolgt je nach Bromelientyp über Saugschuppen oder Zisternen. Die Wurzeln sind nur Haftorgane (TROLL, 1973).

11.2.2 Epiphytische Orchideen

Das Blatt von *Oncidium spec.* ist sukkulent. Die Mesophyllzellen sind groß und wasserreich. Unterhalb der oberen Epidermis ist eine hypodermähnliche Schicht zu sehen, die sich aber nicht von den darunterliegenden Zellen eindeutig unterscheiden lässt. Wie bei den Bromelien wird auch hier das gespeicherte Wasser nur langsam abgegeben. Die Wurzeln dienen der Wasseraufnahme. Das Velamen der Luftwurzeln saugt bei Regen das Wasser schnell auf. Bei länger andauernder Trockenheit werden die Blätter abgestoßen und die Pflanzen überdauern in den Pseudobulben (TROLL, 1973).

11.2.3 Epiphytische Gliederkakteen

Die Sprosse der Gliederkakteen *Schlumbergera spec.* und *Rhipsalidopsis gaertneri* sind blattähnlich zu Cladodien verbreitert. Die eigentlichen Blätter befinden sich in den Areolen (ESAU, 1969). Die Sprosse enthalten ein Mesophyll aus wasserreichen, chlorophyllhaltigen Zellen. Die Subepidermale erinnert an ein Hypoderm (vgl. Abb. 9-8 und Kap. 9.8). Um einer Entwässerung der Zelle entgegenzuwirken, enthalten die Zellen Stoffe, die die osmotische Konzentration des Zellwassers erhöhen und das Wasserpotential verringern (LIBBERT, 1993). Der Zellsaft ist zähflüssig und erinnert an Schleim.

11.3 Hemiepiphyten und Baumwürger

Die Heimat von Hemiepiphyten und Baumwürgern ist der Tropische Regenwald. Hemiepiphyten keimen am Boden und wachsen als Lianen aufwärts. Wenn der untere Teil des Stammes abstirbt, werden sie zu Epiphyten, die nur noch über ihre Luftwurzeln Kontakt zum Boden haben. Viele *Araceae* sind Hemiepiphyten. Würgerbäume beginnen als Epiphyten, sie keimen in Astgabeln. Nach der Bildung eines kleinen Sprosses, wächst eine lange Wurzel am Stamm des Trägerbaumes hinab. Wenn die Wurzel den Boden erreicht hat, wächst der Spross weiter. Währenddessen verdicken die Wurzeln und engen den Trägerbaum immer mehr ein, so dass er bald abstirbt (WALTER, 1990). Wie die Epiphyten leben auch die Baumwürger unter extremen Umweltbedingungen.

11.3.1 *Ficus*-Arten

Fast alle untersuchten *Ficus*-Arten besitzen eine multiseriate Epidermis und eine dicke Kutikula (vgl. Abb. 10-12). Die Zellen unterscheiden sich bei den verschiedenen Arten in ihrer Größe und in der Anzahl ihrer Schichten. Bei den meisten Arten ist die multiseriate Epidermis sowohl an der Blattoberseite als auch an der –unterseite vorhanden. Die Lebensweise von Würgerfeigen wie *Ficus benghalensis* L. zeigt, dass die Sprosse sehr weit vom Boden entfernt sind und die Wasserversorgung entsprechend schwierig ist (WALTER, 1990). Ist ein Wasserspeichergewebe vorhanden, können offenbar kurzzeitige Trockenphasen in großer Höhe überstanden werden.

11.3.2 *Clusia major*

Die Blätter von *Clusia major* zeigen xeromorphe Eigenschaften. Die Epidermiszellen sind sowohl an der Blattober- als auch an der Blattunterseite stark verdickt. Auf beiden Seiten ist eine mächtige Kutikula aufgelagert. Auf der Blattoberseite ist die Subepidermale als kleinzelliges, kollenchymatisches Hypoderm ausgebildet. Darunter liegen zuweilen weitere Schichten mit großen, wasserreichen Hypodermiszellen (vgl. Abb. 6-20 bis Abb. 6-24). Einige Arten der Gattung *Clusia*, darunter auch *Clusia major*, besitzen den CAM-Stoffwechsel. Es sind auch Übergänge von C_3 - zu CAM-Pflanzen entdeckt worden (LÜTTGE, 2004).

11.3.3 *Araceae*

Philodendron scandens und *Monstera speciosa* besitzen große einfache Epidermiszellen auf Blattober- und -unterseite (siehe Abb. 11-3 und Abb. 11-4; vgl. RODRIGUEZ, 2002). Die Kutikula ist nicht sehr stark ausgebildet. Die Blätter sind dünn.

11.4 Schattenpflanzen im Tropischen Regenwald

Am Boden des Tropischen Regenwaldes trifft aufgrund des dichten Laubdaches kaum Licht und Regen auf. Die Luftfeuchte ist trotzdem sehr hoch. Die Blätter haben eine geringe Transpirationsrate. Die Krautschicht umfasst nicht nur die niedrigen Gewächse, sondern auch die strauchartigen Gewächse, die mehrere Meter hoch werden können (WALTER, 1990; RICHTER, 2001).

11.4.1 *Marantaceae*

Samtige Blätter, wie sie bei *Maranta leuconeura* auftreten, sind ein besonderes Merkmal der Krautschicht im Regenwald. Die untersuchten und aus der Literatur bekannten *Marantaceae* zeigen durchgängig ein Hypoderm in der Subepidermalen beider Seiten (vgl. BIELE, 1992; RODRIGUEZ, 2002). *Maranta leuconeura* bildet sowohl an der Blattoberseite als auch an der Blattunterseite ein Hypoderm mit sehr großen Zellen aus (vgl. Abb. 8-16). *Ctenanthe spec.* zeigt dagegen an der Blattunterseite ein kleinzelliges Hypoderm.

11.4.2 *Tradescantia*-Arten

Die Ausprägung eines äußeren Wassergewebes ist in der Gattung *Tradescantia* sehr variabel. Neben Arten, die nur über eine sehr großzellige, einschichtige Epidermis verfügen, gibt es Arten, bei denen eine teilweise Verdopplung der oberen Epidermis stattfindet. Die beiden Arten *Tradescantia spathacea* und *Tradescantia zanonii* besitzen ein einschichtiges Hypoderm (vgl. Abb. 10-7).

11.4.3 *Peperomia*-Arten

Viele *Peperomia*-Arten besitzen eine multiseriate Epidermis an der Blattoberseite. Die Blätter erscheinen dadurch sukkulent. Je nach Art variieren Schichtstärke und Größe der Zellen. Die mehrschichtige Epidermis kann sich so stark entwickeln, dass sie fast doppelt so dick wie das Mesophyll ist (PFITZER, 1872; BERGANN & BERGANN, 1983a).

11.5 Hartlaubgewächse

Hartlaubgewächse sind sehr gut an die heißen trockenen Sommer und die milden feuchten Winter der mediterranen Subtropen angepasst. Die Blätter besitzen xeromorphe Anpassungsstrukturen (vgl. Kap. 3.2).

11.5.1 *Nerium oleander*

Die Blätter von *Nerium oleander* zeigen viele Strukturen zur Vermeidung von Transpirationsverlusten. Die Kutikula ist beidseitig sehr dick. Auf der Blattunterseite befinden sich Haare. Die Stomata sind in kavernenartigen Einstülpungen der Epidermis eingesenkt. Unterhalb der Epidermis ist beidseitig ein- bis mehrschichtiges Hypoderm ausgebildet. Die Zellwände der Epidermis und des Hypoderms sind verdickt (vgl. Abb. 8-20 und Abb. 8-22).

11.5.2 *Olea europaea*

Die Blätter von *Olea europaea* besitzen kein Hypoderm. In den Blättern befinden sich dagegen Stützzellen, die die Stabilität des Blattes bei Trockenheit gewährleisten. Auf der Blattunterseite schützt ein Haarfilz vor Transpirationsverlusten. Die Kutikula ist fast so dick wie die Epidermis (siehe Abb. 11-5).

11.6 Andere xeromorphe Anpassungsstrukturen

11.6.1 Stützzellen und Sklereiden

Es wird zwischen dem Sklerenchym in den Sklerenchymfasern und den Sklereiden unterschieden. Diese können sowohl isodiametrisch als Brachysklereiden als auch palisadenförmig als Makrosklereiden ausgebildet sein. Letztere durchziehen säulenförmig die Blätter. Sie stehen dabei senkrecht zur Epidermis und verhindern ein Kollabieren der Blätter bei Trockenheit (GUTTENBERG, 1966; ESAU, 1969; LERCH, 1985). Stützzellen sind u. a. bei Hartlaubgewächsen wie *Olea europaea*, *Camellia sinensis*, *Laurus nobilis* und *Nerium oleander* zu finden.

Große Blätter von Monokotylen wie *Musa spec.*, *Strelitzia spec.* und *Pandanus spec.* besitzen in ihrem subepidermalen Gewebe Sklerenchymfasern (siehe Abb. 11-6), die nicht mit den Leitbündeln in Verbindung stehen (ESAU, 1969).

11.6.2 Schutzeinrichtungen gegen Verdunstung

Die Schaffung eines windstillen Raumes um die Schließzellen ist eine Möglichkeit, die Transpiration zu verringern. *Nerium oleander* besitzt auf der Blattunterseite eingestülpte Höhlen, die Krypten, in denen sich die Schließzellen befinden. Zusätzlich ist die Krypta mit Haaren ausgefüllt. *Ilex*-Arten besitzen als Schutz vor Austrocknung eine sehr dicke Kutikula, die fast dieselbe Stärke hat wie die Epidermis (vgl. Abb. 10-1 bis Abb. 10-6).

11.6.3 Inneres Wassergewebe

Kakteen und Sukkulente verfügen in ihrem Stamm und ihren Blättern über ein inneres Wassergewebe, das durch eine mehrschichtige, dickwandige Epidermis und Kutikula vor dem Austrocknen geschützt ist (LERCH, 1985; LÜTTGE, 2004). Auch Nicht-Sukkulente können ein inneres Wassergewebe besitzen. So zeigen *Pandanus*-Arten neben einem stark kollenchymatischen äußeren Wassergewebe auch ein dünnwandiges, großlumiges, farbloses inneres Wassergewebe. Zwischen innerem und äußerem Wassergewebe liegen je zwei Schichten Assimilationsparenchym, das auch um die Leitbündel angesiedelt ist.

11.6.4 Einschichtige Epidermis als Wasserspeicher (Uniseriat)

Einige der untersuchten Pflanzen besitzen weder multiseriate Epidermis noch ein Hypoderm als äußeres Wasserspeichergewebe, sondern vergrößerte Epidermiszellen (siehe Abb. 11-4). Diese Zellen dienen offensichtlich der Wasserspeicherung, denn bei Wassermangel konnte beobachtet werden, dass sich die Zellwände zusammenfallen können. Solch eine wasserspeichernde einschichtige Epidermis konnte bei *Chlorophytum comosum*, *Philodendron scandens* und *Tradescantia albiflora* festgestellt werden.



Abb. 11-1: Weißkernform *Nidularium innocentii* var. *lineatum* (GGW).

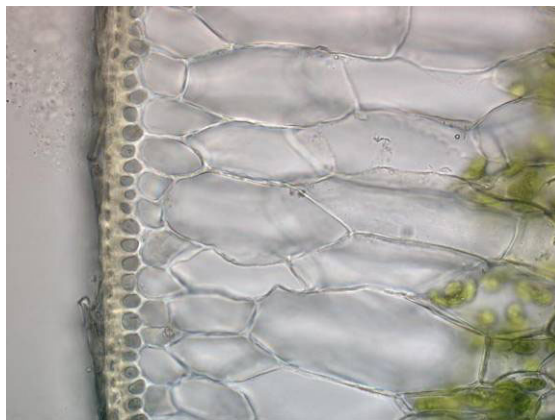


Abb. 11-2: Querschnitt durch ein grünes Blatt von *Billbergia nutans*: Die erste kleinzellige Hypodermis schicht übernimmt die Funktion eines Abschlussgewebes. (280fach)



Abb. 11-3: *Philodendron scandens*.

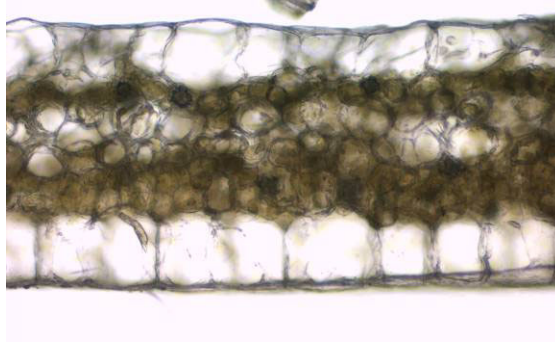


Abb. 11-4: Querschnitt durch ein Blatt von *Philodendron scandens*: Obere und untere Epidermis bestehen aus großen, wasserreichen Zellen. (130fach)

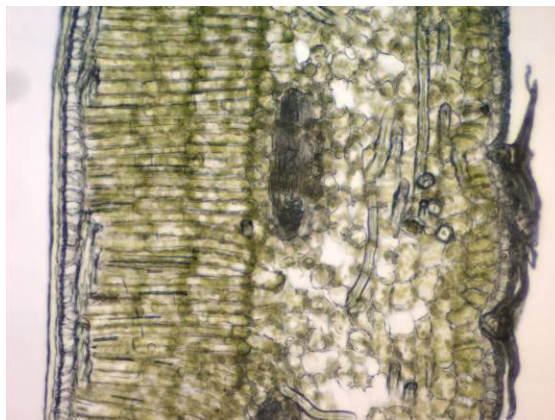


Abb. 11-5: Querschnitt durch ein Blatt von *Olea europaea*: Stützzellen und Haarfilz schützen das Blatt vor Austrocknung. (130fach)



Abb. 11-6: Querschnitt durch ein Blatt von *Pandanus dubius*: Im hypodermalen Gewebe befinden sich Sklerenchymfasern. (280fach)

Teil IV Diskussion

12 Bestimmungskriterien für die Musteranalyse der L2-bürtigen Schicht

12.1 Farblose und chlorophylldefekte Zellen

Für die Musteranalyse von variegaten Periklinalchimären ist eine Unterscheidung zwischen chlorophylldefekten und farblosen Zellen wichtig. Epidermis- und Hypodermzellen sind phänotypisch farblos, können aber genotypisch sowohl grün als auch chlorophylldefekt sein. Chlorophylldefekte Zellen sind sowohl genotypisch als auch phänotypisch chlorophylldefekt. Sie können weiße, gelbliche oder gelbgrüne Plastiden oder die Reste chlorophylldefekter Plastiden enthalten.

Betrachtet man ein Weißrandblatt, so sind chlorophylldefekte Schichten daran zu erkennen, dass sie das grüne Binnenfeld maskieren. Das Binnenfeld kann dabei einen milchig-grünen oder grau-grünen Farbton annehmen (vgl. BERGANN & BERGANN, 1983a, b und Abb. 1-1). Ein farbloses Hypoderm lässt dagegen den Blick auf die darunterliegende grüne Mesophyllschicht frei. Das Binnenfeld ist unmaskiert und der Grünton klar (vgl. Abb. 2-1, Abb. 5-2, Abb. 5-3, Abb. 5-5 und Abb. 5-6). Die Maskierung durch eine chlorophylldefekte Schicht tritt auch dann auf, wenn in den Zellen scheinbar keine chlorophylldefekten Plastiden vorhanden sind und sie farblos erscheinen. Hier tritt der Unterschied zwischen den Wasserspeicherzellen ohne Plastiden und den Mesophyllzellen mit Plastiden zutage.

Im Querschnitt betrachtet, ähneln sich Hypoderm und chlorophylldefekte Subepidermale dahingehend, dass die Zellen farblos erscheinen. Chlorophylldefekte, L2-bürtige Zellen können als Palisadenzellen (vgl. *Corynocarpus laevigatus* 'Variegata' in Abb. 6-18) oder gedrungene Mesophyllzellen (vgl. *Fatschedera lizei* in Abb. 9-6) ausgebildet sein. Im Zweifel kann ein Vergleich mit den entsprechenden Weißkernformen mit Sicherheit zeigen, ob es sich in der Weißrandform um ein farbloses Hypoderm oder um eine chlorophylldefekte Mesophyllschicht handelt. Enthält die subepidermale Schicht in einer Weißkernform der Konstitution GGW keine Chloroplasten, kann daraus geschlossen werden, dass auch die Weißrandform an dieser Stelle ein Hypoderm besitzt.

12.2 Maskierung und Sekundärmuster

Bei vergleichenden Untersuchungen an verschiedenen Weißkernformen mit Hypodermbildung konnte festgestellt werden, dass eine Maskierung der eigentlich unmaskierten Binnenfelder an verschiedenen Stellen auftritt (vgl. Kap. 6). Zum einen können durch lokal begrenzte perikline Teilungen der L2- bzw. L3-bürtigen Hypodermzellen unterhalb des Hypoderms grüne Mesophyllzellen differenzieren (vgl. Abb. 6-5 und Abb. 6-23), zum anderen können die phänotypisch farblosen, aber idiotypisch grünen Hypodermzellen ergrünen (vgl. Abb. 6-6 und Abb. 6-13). Befinden sich abweichende Muster im innersten Binnenfeld, kann das auf eine L4-Beteiligung wie bei *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' hindeuten (vgl. Abb. 6-10).

Beide Formen grüner Zellen verursachen trotz ihrer unterschiedlichen Entstehung eine Maskierung des Binnenfeldes. Die chlorophylldefekten Mesophyllzellen werden von grünen Zellen überdeckt. Vielleicht können zwei neue Begriffe gefunden werden, die die unterschiedlichen Entstehungsformen berücksichtigen.

1. Masken, die durch das Ergrünen einer phänotypisch farblosen, aber idiotypisch grünen Hypodermis wie bei *Polyscias scutellaria* und *Polyscias paniculata* auftreten, können als Primärmaske bezeichnet werden. Sie entstehen nicht durch perikline Teilungen der farblosen Hypodermiszellen, sondern durch die speziellen Eigenschaften der Zelle unter bestimmten Bedingungen zu ergrünen.
2. Masken, die durch lokale perikline Teilungen der phänotypisch farblosen, aber idiotypisch grünen Hypodermis entstehen wie zum Beispiel bei *Clusia major*, können in Anlehnung an den Begriff Sekundärmuster als Sekundärmaske bezeichnet werden.

Um zu klären, ob die Definitionen für die Maskierungen auch für idiotypisch chlorophylldefekte Hypodermis zutreffen, würden sich hier weitere Untersuchungen bei periklinalchimärischen Weißrandformen von Arten mit Hypodermisbildung anschließen.

Bei *Corynocarpus laevigatus* 'Judandra' (GGW) und 'Variegata' (GWG) ist die scheinbar makulate Musterung des weißen Binnenfeldes bzw. des weißen Randbereiches auf ein Ergrünen der chlorophylldefekten Komponente zurückzuführen. Im chlorophylldefekten Gewebe konnten Inseln gelbgrüner Zellen entdeckt werden, die keinen Kontakt zum grünen Gewebe haben (vgl. Abb. 6-17 und Abb. 6-18).

12.3 Ringzellen

12.3.1 Hypodermringe und Ringzellen

Subepidermal und hypodermal

Die Begriffe "subepidermal" und "hypodermal" bedeuten streng genommen "unter der Haut gelegen". Die Vorsilbe "sub-" ist die lateinische und die Vorsilbe "hypo-" die griechische Form für "unter, unterhalb". Einleitend wurden die beiden Begriffe für die vorliegende Arbeit so definiert, dass "hypodermal" die farblosen, wasserspeichernden Zellen bzw. Schichten beschreibt, die L2-bürtig unterhalb der Epidermis liegen. "Subepidermal" meint alle Zellen unterhalb der Epidermis, ohne dass sie näher als Epidermis-, Mesophyll- oder Hypodermiszellen beschrieben werden. Andere Kombination mit "sub-" und "hypo-" sind der Literatur entnommen und als gleichwertig zu betrachten. So bedeuten z. B. die Begriffe "substomatär" und "hypostomatär" beide "unterhalb der Stomata gelegen", ohne dass sie dabei eine nähere Erläuterung der histogenetischen Herkunft geben.

Begriff "Hypodermring"

BIELE (1992) nannte die bei den *Bromeliaceae* entdeckten L2-bürtigen Zellen im Bereich der Schließzellen "Hypodermringe". Dieser aus zwei Wörtern zusammengesetzte Begriff ist jedoch irreführend. Der erste Teil bezieht sich auf das "Hypoderm" im Sinne von Wasserspeichergewebe. In dem Fall sind die Hypodermzellen aber farblos und enthalten keine Plastiden. Die Hypodermringe bei den *Bromeliaceae* enthalten dagegen Plastiden (vgl. Abb. 8-1 bis Abb. 8-6). Sie sind als Mesophyllzellen differenziert und können nicht hypodermal genannt werden. Der zweite Teil des zusammengesetzten Wortes gibt Auskunft über die Form, die die Zellen um den substomatären Interzellularraum bilden. Das Wort "Ring" ist dahingehend neutral, als dass es nichts über die Lage oder den Inhalt der Zellen aussagt. In dieser Arbeit wurde daher der Begriff "Ringzellen" bzw. "Ring" für die Zellen im Bereich der Schließzellen verwendet.

Der Begriff "Ring" im botanisch-anatomischen Sinn

Im Folgenden wird geprüft, ob der Begriff "Ring" einzeln oder in zusammengesetzten Wörtern im Bereich der Botanik für Definitionen von Blattstrukturen bereits besetzt ist.

- Ring:
 - a) Als Ring wird die durch eine Hülle zwischen Hutrand und Stiel entstandene Bildung am Stiel von Blätterpilzen und Röhrlingen bezeichnet (SCHUBERT & WAGNER, 1993).
 - b) Der aus dickwandigen Zellen gebildete Wulst an Farnsporangien wird ebenfalls Ring genannt (TROLL, 1973; SCHUBERT & WAGNER, 1993).
 - c) Bei den Bryidae, den Lebermoosen, wird der Gürtel zwischen Deckel und Urnenrand der Mooskapsel als Ring definiert (SCHUBERT & WAGNER, 1993).
 - d) Bei Pollenkörnern wird mit Ring ein Areal abweichend entwickelter Exoexine um den Porus eines Pollenkorns gemeint (SCHUBERT & WAGNER, 1993).
- Ringgefäße: Ringgefäße sind Leitgefäße, deren Membranverdickungen auf einzelne, in größeren Abständen aufeinander folgende, ringförmige Membranbezirke beschränkt ist (vgl. Schrauben- und Tüpfelgefäße) (ESAU, 1969; TROLL, 1973; BRAUNE et al., 1991).
- Ringporig: Holz wird als ringporig bezeichnet, wenn die Gefäße im Früh- und im Spätholz verschieden große Durchmesser haben, wobei in ersterem größere Gefäße auftreten. Im Querschnitt betrachtet, hat es den Anschein, als würden sich die Gefäße ringförmig im Bereich der Jahresringgrenzen anordnen (vgl. zerstreutporig) (ESAU, 1969; TROLL, 1973; NATHO et al., 1990; BRAUNE et al., 1991).
- Ringtextur: Wenn die Fibrillen der Membranen senkrecht zur Längsrichtung der Zellen angeordnet sind, wird das als Ringtextur bezeichnet (vgl. Faser- und Schraubentextur) (TROLL, 1973; BRAUNE et al., 1991).

- Ringwallstadium: Das Ringwallstadium ist ein Entwicklungsstadium des reproduktiven Sprossscheitels, das durch ein Erstarken des floralen Scheitels und ein primäres Dickenwachstum gekennzeichnet ist (NATHO et al., 1990).
- Ringwulst: Bei monokotylen Blättern mit geschlossener Scheide, die typisch für die *Cyperaceae* sind, treffen sich die Blattränder an der Seite des Stängels, die dem Ort der ersten Teilungen gegenüberliegt. So entsteht ein geschlossener Ringwulst (ESAU, 1969).
- Ringzellen: Bei *Borassus flabellifer* L. liegen unterhalb der Schließzellen hypostomatäre Ringzellen, die die Stomata von innen verschließen können (NAPP-ZINN, 1973).
- Jahresring: Die Ausbildung von Jahresringen beruht auf jahreszeitlichen Unterschieden in der Holzproduktion (ESAU, 1969; TROLL, 1973; NATHO et al., 1990; BRAUNE et al., 1991).

12.3.2 Definition der Ringzellen

Nach eingehender Recherche zum Begriff "Ring" im botanisch-anatomischen Sinn kann festgestellt werden, dass "Ring" in Bezug auf die Laubblattanatomie nur in einem Fall besetzt ist. Weiterhin konnte keine Definition für die Zellen gefunden werden, die an den substomatären Interzellularraum grenzen. Sie werden dem Schwammparenchym zugeordnet, ohne eine Spezifizierung auf ihre besondere Lage (vgl. ESAU, 1969; TROLL, 1973; BRAUNE et al., 1991; SITTE et al., 1991). NAPP-ZINN (1973) nennt die Zellen, die bei *Borassus flabellifer* auf der Innenseite der Atemhöhle liegen, hypostomatäre Ringzellen. Sie liegen auf subepidermaler Ebene ringförmig unter jeder Schließzelle des Schließzellenpaares. Im Gegensatz dazu liegen die in dieser Arbeit untersuchten Ringzellen unter dem Schließzellenpaar und begrenzen den substomatären Interzellularraum.

Da der Begriff "Ringzelle" in einer Literaturquelle (NAPP-ZINN, 1973) für die Bezeichnung der hypostomatären Zellen gefunden werden konnte, wird vorgeschlagen, diesen Begriff auf die Zellen im Grenzbereich zu den Atemhöhlen auszudehnen. Eine Definition der Ringzellen soll sowohl die Lage als auch den Inhalt der Zellen berücksichtigen.

- Ringzellen sind die Zellen, die an der Blattunterseite im Bereich der Schließzellen an den substomatären Interzellularraum grenzen. Sie sind keine Epidermiszellen, haben jedoch Kontakt zu den Schließzellen und/oder den Epidermiszellen neben den Schließzellen. In einem Flächenschnitt ist die ringförmige Anordnung der Zellen zu erkennen. Ein Ring besteht aus mehreren Ringzellen.
- Befindet sich an der Blattunterseite kein Hypoderm, sind die Ringzellen als Mesophyllzellen differenziert und enthalten Plastiden. Ist dagegen an der Blattunterseite ein Hypoderm ausgebildet, können die Ringzellen als Hypoderm- oder Mesophyllzellen differenziert sein. Hypodermale Ringzellen sind farblos. Mesophyllartige und hypodermale Ringzellen können auch gemeinsam in einem Ring vorkommen.

12.3.3 Bedeutung der Ringzellen für die Musteranalyse

Die Ringzellen können nur dann als Kriterium für die Bestimmung der L2 bei variegaten Periklinalchimären herangezogen werden, wenn sie mesophyllartig sind und Plastiden enthalten. Mesophyllartige Ringzellen sind bei den untersuchten *Bromeliaceae* ausgebildet (vgl. Abb. 8-1 bis Abb. 8-6). Bei *Tradescantia spathacea* bestehen die Ringe selten vollständig aus Mesophyllzellen (vgl. Abb. 8-8 und Abb. 8-9). Die Ringe bei *Hoya carnosa* enthalten keine Plastiden und sind hypodermal. In seltenen Fällen konnten Mesophyllzellen mit zerfallenen Plastiden entdeckt werden (vgl. Abb. 8-14 und Abb. 8-15). Die untersuchten *Marantaceae* besitzen nur hypodermale Ringe (vgl. Abb. 8-17 und Abb. 8-18).

12.4 Hypodermzellen junger Blätter

BERGANN & BERGANN (1983b) nahmen an, dass junge Hypodermzellen ihren Idiotyp anzeigen. Für *Schefflera arboricola* kann das bestätigt werden (vgl. Abb. 9-12). Bei zwei weiteren untersuchten Arten, *Hoya carnosa* und *Nerium oleander*, enthielten die Hypodermzellen junger Blätter keine Plastiden.

Weitere Untersuchungen junger Blätter würden mehr Aufschluss darüber geben, ob Hypodermzellen junger Blätter die Konstitution der L2 anzeigen.

12.5 Besonderheiten der Blattanatomie

Bei der Musteranalyse der variegaten periklinalchimärischen Formen von *Nerium oleander* konnte eine Besonderheit der Blattanatomie genutzt werden: die blattunterseits angelegten Krypten. In diesen Krypten ist das sonst auf der Blattunterseite vorhandene Hypoderm unterbrochen und die L2-bürtige Schicht liegt als Mesophyll vor, so dass der Idiotyp des L2-bürtigen Hypoderms bestimmt werden kann (vgl. Kap. 8.7, Abb. 8-21, Abb. 8-23 und Abb. 8-24).

Bei der Untersuchung der Weißbrandform von *Pandanus veitchii* konnte das Wassergewebes als Hypoderm bestimmt werden, da die Teilungs- und Streckungsrichtungen von Epidermis und Wassergewebe um 90° versetzt sind (vgl. Kap. 7.3, Abb. 7-9).

12.6 Bestimmung der L2 mithilfe eines Flussdiagramms

Das Vorhandensein eines äußeren Wassergewebes, seien es Hypoderm oder multiseriate Epidermis, erschweren die Bestimmung der L2 im Sprossscheitel. Zunächst muss die Herkunft des Wassergewebes festgestellt werden. Ein Flussdiagramm kann bei den erforderlichen Untersuchungen hilfreich sein. In Abb. 12-1 ist ein Flussdiagramm dargestellt, das die einzelnen Schritte zur Bestimmung des Idiotyps der L2-bürtigen Schicht zusammenfasst. Die Zahlen in den Kreisen ① in der Grafik entsprechen dabei den (Zahlen in Klammern) im Text.

(1) Ausgangsform ist entweder eine Weißrand- oder eine Weißkernform. Wird bei Querschnitten festgestellt, dass sich zwischen Epidermis und Mesophyll farblose Zellen befinden, kann es sich um dabei um ein farbloses Wassergewebe handeln. Die Untersuchungen an einer variegaten periklinalchimärischen Form sollten durch Untersuchungen an anderen variegaten periklinalchimärischen Formen und/oder der grünen Normalform unterstützt werden.

Liegen keine variegaten periklinalchimärischen Formen zur Bestimmung der Form des Wasserspeichergewebes in grünen Blättern vor, kann eine Untersuchung der Blattentwicklungsgeschichte an grünen Blättern vorgenommen werden. Teilen sich die L1-bürtigen Zellen periklin, liegt eine multiseriate Epidermis vor. Teilen sie sich nur antiklin, handelt es sich bei dem Wassergewebe um ein Hypoderm (vgl. PFITZER, 1872).

Musteranalyse bei Vorhandensein eines Hypoderms

(2) Zeigen Blätter von Weißkernformen ein unmaskiertes, rein weißes Binnenfeld (vgl. Abb. 5-4 und Abb. 5-7), handelt es sich in den meisten Fällen um ein Hypoderm.

(3) Bei einem nur oberseitig ausgebildeten Hypoderm kann der Genotyp der L2 an der Subepidermalen an der Blattunterseite abgelesen werden (vgl. Kap. 6).

(4) Liegt ein beidseitig ausgebildetes Hypoderm vor, kann der Idiotyp der L2-bürtigen Schicht auf indirektem Weg bestimmt werden. Während der Blattentwicklung beteiligt sich L2 auch an der Bildung des Randmesophylls, so dass hier L2-bürtige Zellen zu liegen kommen. Demnach ist das Randmesophyll einer Weißrandform mit chlorophylldefekter L2 chlorophylldefekt, während das Randmesophyll einer Weißkernform mit chlorophyllintakter L2 grün ist.

Bei einer L1-Beteiligung am Blattaufbau, wie sie beispielsweise bei den Monokotylen *Chlorophytum comosum* und *Dracaena deremensis* vorkommt, wird das Randmesophyll von L1 gebildet (vgl. POHLHEIM, 1982; BIELE, 1992). Ob es auch Arten mit Hypodermbildung gibt, bei denen das Randmesophyll von L1 gebildet wird, bedarf weiterer Untersuchungen, bevorzugt bei Monokotylen.

Zusätzlich können Ringzellen (vgl. Kap. 8 und Kap. 12.3), Sekundärmuster, Maskierungen (vgl. Kap. 6 und Kap. 12.2) und hypodermähnliche Zellen (vgl. Kap. 9 und Kap. 13.3) herangezogen werden.

Musteranalyse bei Vorhandensein einer multiseriaten Epidermis

(5) Zeigt das Weißkernblatt ein maskiertes Binnenfeld, liegt eine multiseriate Epidermis vor. In diesem Fall lässt sich der Genotyp der L2 an der ersten Palisadenschicht, die auf das Wassergewebe folgt, ablesen (vgl. BERGANN & BERGANN, 1983a).

Musteranalyse ohne äußeres Wassergewebe

(6) Ist kein Wassergewebe vorhanden, ist der Genotyp in der ersten Palisadenschicht bzw. subepidermalen Schicht ablesbar.

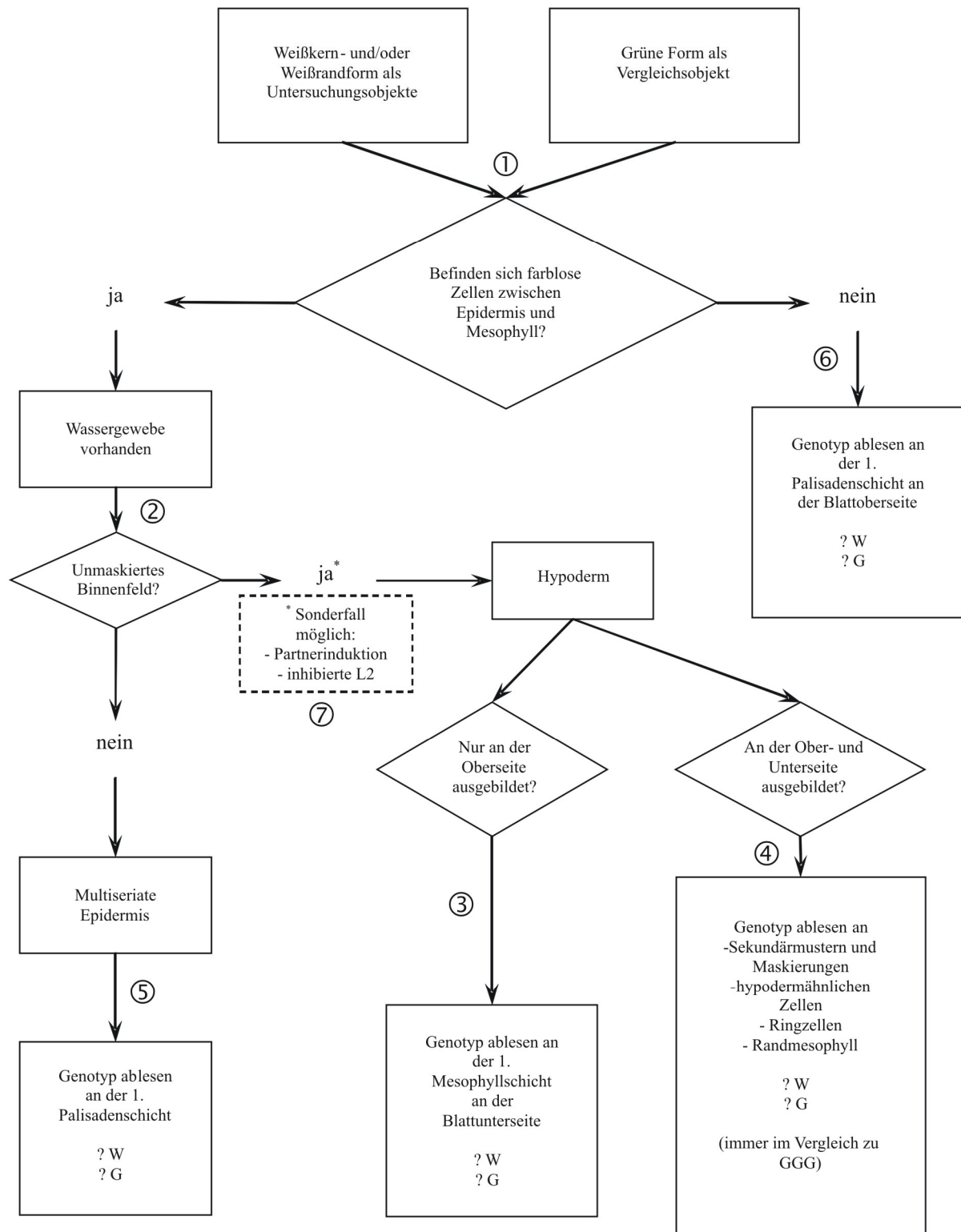


Abb. 12-1: Flussdiagramm zur Bestimmung des Genotyps der L2-bürtigen Subepidermalen (W = Weiß, G = Grün): Die Zahlen in den Kreisen verweisen auf die Beschreibung in Kap. 12.6.

Ausnahmen bei einem unmaskierten Binnenfeld

(7) Ein unmaskiertes Binnenfeld kann auch bei einem Fall von negativer Partnerinduktion auftreten. Die Weißkernform *Sedum sieboldii* 'Mediovariegatum' (GGW) zeigt unterhalb der Epidermis chlorophylldefekte Palisadenzellen, die jedoch im Übergang zum Rand fließend in grüne Palisadenzellen übergehen (vgl. Kap. 2.3.3 und Abb. 2-2). Die L2-bürtigen Zellen im Binnenfeld sind immer noch genotypisch grün, bleichen jedoch durch den Einfluss der chlorophylldefekten, L3-bürtigen Zellen aus und erscheinen weiß (POHLHEIM, 1984).

Ist bei einer Weißkernform der Konstitution GGW die L2 wachstumsgehemmt, kann der grüne Rand durch verstärkte perikline Teilungen im Randbereich von L1 gebildet werden. Wird die wachstumsgehemmte L2 teilweise oder vollständig verdrängt, kann das chlorophylldefekte L3-bürtige Binnenmesophyll ohne eine maskierende L2-bürtige, grüne Schicht unmaskiert erscheinen (POHLHEIM, 1984; SCHNEIDER, 1996).

12.7 "Peculiar chimeras"

Polyscias scutellaria 'Balfourii' (GGW) und *Polyscias paniculata* 'Variegata' (GGW), die beide eine mehr oder weniger starke Maskierung des Binnenfeldes aufweisen, können als besonders im Sinne CHITTENDENS (1927) eingestuft werden (vgl. Kap. 2.3, Kap. 6.4 und Kap. 6.5). Im maskierten Zustand tritt die L2-bürtige, subepidermale Schicht auch an der Blattoberseite grün auf. Nur die hypodermähnliche Zellform, die sich von den Palisadenzellen unterscheidet, würde auffallen. Im unmaskierten Zustand sind beide Formen nach BERGANN & BERGANN (1983b) als Periklinalchimären mit Hypodermbildung zu erkennen. Besonders im Sinne von CHITTENDEN (1927) ist jedoch der Zustand dazwischen: Der schnelle Wechsel zwischen grünen und farblosen Zellen erscheint als scheinbar makulantes Muster, das ohne das Wissen um die Maskierung und die Anwesenheit von Hypodermzellen schwierig einzuordnen wäre (vgl. DERMEN, 1960).

Die beiden variegaten Formen von *Strelitzia reginae* und *Pandanus veitchii* konnten mithilfe der vergleichenden Musteranalyse erfolgreich analysiert werden, so dass sie nicht mehr den "peculiar chimeras" zugeordnet werden müssen (vgl. Kap. 7).

12.8 Besonderheiten der Musterbildung bei Monokotylen

12.8.1 Sekundärmuster bei Monokotylen

Monokotyle neigen eher zu einer sekundären Musterung durch äußere Scheitelschichten als Dikotyle. Die feinen oder breiten Streifen der L2-Komponente sind besonders deutlich auf den Blättern von *Nidularium innocentii* var. *lineatum* (siehe Abb. 11-1), *Aechmea spec.* (siehe Abb. 8-4) und *Tradescantia spathacea* (siehe Abb. 8-7 und Abb. 8-10) zu erkennen. Bei eigenen Untersuchungen an variegaten periklinalchimärischen Formen von *Chlorophytum comosum* konnte festgestellt werden, dass die Streifung durch die L1-Komponente hervorgerufen wird.

12.8.2 Besonderheiten bei den *Poaceae*

Den Gräsern (*Poaceae*) wurde lange Zeit ein Tunica-Corpus-Bau abgesprochen. Epidermis und Mesophyll sollten vom Protoderm abstammen (RÖSLER, 1928). Das Vorhandensein variegater Periklinalchimären bei Gräsern wie *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. Presl et C. Presl 'Variegatum' und *Stenotaphrum secundatum* 'Variegatum' zeigt jedoch, dass auch bei Gräsern ein mindestens zweischichtiger Scheitel angenommen werden kann (STEWART & DERMEN, 1979; TILNEY-BASSETT, 1986; SITTE et al., 1991).

***Stenotaphrum secundatum* 'Variegatum'**

Die Weißrandform *Stenotaphrum secundatum* 'Variegatum' hat einen weißen Rand, ein grünes Binnenfeld und einen mehr oder weniger breiten, rein weißen Mittelstreifen. STEWART & DERMEN (1979) ordneten diesen Streifen richtig der chlorophylldefekten Komponente zu, bezeichneten sie jedoch als L2-bürtig bei einem dreischichtigen Scheitel GWG. Auch neuere Untersuchungen verwenden diese Konstitution (SUD & DENGLER, 2000).

Bei *Stenotaphrum secundatum* handelt es sich jedoch um einen zweischichtigen Scheitel ähnlich dem der Weißrandform von *Chlorophytum comosum*, WG. Die äußere, L1-bürtige Komponente bildet neben dem Randmesophyll auch den weißen Mittelstreifen. Eigene Untersuchungen haben ergeben, dass die L1-bürtigen Schließzellen chlorophylldefekte Plastiden enthalten und die L1 somit als chlorophylldefekt einzustufen ist. Das chlorophylldefekte Mesophyll im weißen Mittelstreifen reicht von der oberen Epidermis ohne Unterbrechung zur unteren Epidermis. Im grünen, L2-bürtigen Bereich reicht das grüne Mesophyll ebenfalls von der oberen zur unteren Epidermis, ohne dass in der Subepidermalen oder im Binnenmesophyll eine chlorophylldefekte Schicht vorhanden ist, die die grünen Schichten überlagert. Der weiße Mittelstreifen kann daher nur von der äußeren, chlorophylldefekten Schicht abstammen. Auch bei *Tradescantia spathacea* können in Bereichen der L2-bürtigen Sekundärstreifen die L2-bürtigen Zellen das gesamte Blattmesophyll bilden.

STEWART & DERMEN (1979) waren davon ausgegangen, dass fast alle Monokotylen eher einen dreischichtigen als einen zweischichtigen Scheitel besitzen. Bei Vergleichen mit anderen dreischichtigen Monokotylen kamen sie zu dem Schluss, dass auch *Stenotaphrum secundatum* einen dreischichtigen Scheitel mit einer chlorophylldefekten L2 besitzt, von der das Randmesophyll abstammt. Die L1 beteiligt sich bei dieser Vorstellung nicht an der Mesophyllbildung. Ob die Schließzellen auf Chloroplasten hin untersucht wurden, ist der Arbeit nicht zu entnehmen.

SUD & DENGLER (2000) übernahmen die Konstitution GWG von STEWART & DERMEN (1979). Sie stuften die Plastiden der Schließzellen als fluoreszierend und damit grün ein. Die Blätter zeigen aber häufig ein Ergrünen der L1-bürtigen Randstreifen, so dass angenommen werden kann, dass die chlorophylldefekten, ergrünungsfähigen Plastiden bei einem entsprechenden Test fluoreszieren würden. Ein Ergrünen der chlorophylldefekten Komponente beobachtete DU VINAGE (1989) auch bei Blättern von *Ophiopogon jaburan* (Kunth) Lodd. mit einer WW-Konstitution. LI & NOTHNAGEL

(1988) stellten bei Messungen der Aktivität der Plastiden in den Schließzellen von *Stenotaphrum secundatum* 'Variegatum' fest, dass diese zwar fluoreszieren, sich aber die Fluoreszenz bei Veränderungen der Lichtintensität oder Wellenlänge nicht ändert. Die Schließzellen waren aber durchaus in der Lage, sich zu öffnen und zu schließen.

Im Bereich der variegaten periklinalchimärischen Gräser würden sich weitere Untersuchungen in Hinblick auf die Schichtenanzahl im Scheitel und deren Beteiligung am Blattaufbau anschließen, um Unklarheiten wie bei *Stenotaphrum secundatum* zu beseitigen. Mithilfe doppelter Markierungen (Chlorophylldefekt und Ploidiemutation) könnten die einzelnen Scheitelschichten bei den *Poaceae* in ihren Zelllinien im Blatt verfolgt werden.

13 Das hypodermale Wasserspeichergewebe als variable Struktur

13.1 Mehrschichtigkeit

Das Hypoderm liegt, wie gezeigt werden konnte, nicht immer nur einschichtig an der Blattober- bzw. -unterseite vor. Es können auch zwei, drei oder mehr Schichten als Hypoderm differenziert sein (vgl. Abb. 6-20, Abb. 7-3 und Abb. 7-4). Dabei können die Zellen der innersten Reihe eines mehrschichtigen Hypoderms sowohl als Hypodermzellen als auch als Mesophyllzellen differenziert sein (vgl. Abb. 7-4 und Abb. 10-3).

Eine Verdopplung der L2-bürtigen Schicht oder die Differenzierung meristematischer Zellen anderer Schichten zu Hypodermzellen können bewirken, dass das Hypoderm mehrschichtig vorliegt. Für *Schefflera arboricola* konnte mit Sicherheit geklärt werden, dass die beiden durchgehenden Hypodermsschichten von zwei voneinander unabhängigen Scheitelschichten abstammen (vgl. RASHID, 1993). Für *Pandanus veitchii* kann dies aufgrund der Musteranalyse der Weißrandform ebenfalls angenommen werden (vgl. Kap. 7.3).

Liegt eine bestimmte Anzahl Hypodermsschichten an der Blattoberseite vor, kann aufgrund der Mantelung der Schichten angenommen werden, dass die entsprechenden Schichten, die auf der Blattunterseite auf die untere Epidermis folgen, den Idiotyp der jeweiligen Hypodermsschichten an der Blattoberseite anzeigen. Im Fall der Weißkernform *Clusia major* 'Variegata' (GGW) lagen den mindestens vier farblosen Hypodermsschichten an der Blattoberseite mindestens drei grüne Schwammparenchymreihen und eine farblose, in der Nähe der Schließzellen grüne Hypodermsschicht gegenüber. Die oberseitigen Hypodermsschichten sind demnach als idiotypisch grün einzustufen. In diesem Fall kann nicht geklärt werden, ob die vier idiotypisch grünen Hypodermsschichten von einer Scheitelschicht oder von mehreren abstammen. Hierfür müsste wie bei den verschiedenen periklinalchimärischen Formen von *Schefflera arboricola* eine verschiedene Markierung für den Chlorophyllgehalt vorliegen.

Die durch lokale perikline Teilungen entstehenden Sekundärmuster (vgl. Kap. 6 und Kap. 12.2) zeigen nur den Idiotyp einer der Hypodermsschichten an.

13.2 Unvollständig differenziertes Hypoderm

Das einschichtige Hypoderm von *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' (GGW) und *Polyscias paniculata* 'Variegata' (GGW) wird von grünen, hypodermähnlichen Zellen und Palisadenzellen unterbrochen. Die Differenzierung der oberen Subepidermalen ist variabel in der Ausbildung des hypodermalen Wassergewebes, so dass neben den farblosen Wasserspeicherzellen auch chlorophyllhaltige, und damit assimilationsfähige, Mesophyllzellen differenzieren. Die hypodermähnlichen Zellen, die halb Hypodermzellen und halb Mesophyllzellen sind, scheinen unvollständig differenziert zu sein.

Die Hybride *Ilex × meserveae* 'Blue Angel' besitzt im Gegensatz zu den beiden *Polyscias*-Arten eine Subepidermale, die als Palisadenparenchym ausgebildet ist, jedoch in einigen Bereichen von hypodermalen und hypodermähnlichen Zellen unterbrochen wird (vgl. Abb. 9-11 und Abb. 10-1). Andere untersuchte Sorten von *I. × meserveae*, 'Blue Prince' und 'Blue Princess', zeigten kein hypodermales Wasserspeichergewebe an der Blattoberseite.

I. × meserveae ist eine Kreuzung aus *Ilex aquifolium* und *Ilex rugosa*. Der eine Elter *I. aquifolium* besitzt ein durchgehendes, einschichtiges Hypoderm an der Blattoberseite. Der zweite Elter *I. rugosa* stand für eine Untersuchung nicht zur Verfügung. Mit weiteren Untersuchungen an *I. rugosa*, weiteren *I. × meserveae*-Sorten und anderen *Ilex*-Hybriden könnte untersucht werden, inwiefern sich das Merkmal Hypoderm vererbt (vgl. Kap. 10.2; BAAS, 1978).

13.3 Hypodermähnliche Zellen

Hypodermähnliche Zellen ähneln in ihrer Form den Hypodermzellen, enthalten jedoch Plastiden wie die Mesophyllzellen. Sie scheinen eine Zwischenform zwischen den Hypodermzellen und den Mesophyllzellen zu sein. Die hypodermähnlichen Zellen treten lokal begrenzt oder in ganzen Schichten auf. Dabei können sie unterhalb des L2-bürtigen Hypoderms liegen wie bei *Hoya carnosa* und *Corynocarpus laevigatus* (siehe Abb. 6-16 und Abb. 9-1) oder anstelle des Hypoderms wie bei *Polyscias scutellaria* (siehe Abb. 9-3:).

Die Chloroplasten in den hypodermähnlichen Zellen können genauso groß und häufig wie im Assimilationsparenchym sein (vgl. Abb. 9-1, Abb. 9-3 und Abb. 9-5). Bei einigen Arten und auch Sorten konnten kleinere und auch weniger Chloroplasten als im Assimilationsparenchym festgestellt werden (vgl. Abb. 9-2, Abb. 9-7 und Abb. 9-9).

Die Hypodermzellen junger Blätter können auch als hypodermähnliche Zellen betrachtet werden. So enthalten sie bei *Schefflera arboricola* 'Henriette' (GWGG) in der L2-bürtigen, chlorophylldefekten Hypodermis schicht vereinzelt chlorophylldefekte Plastiden und in der L3-bürtigen, grünen Hypodermis schicht Chloroplasten, die jedoch deutlich kleiner sind als in den Zellen des darunterliegenden Assimilationsparenchyms (vgl. Abb. 9-12). Im erwachsenen Blatt sind die beiden Hypodermis schichten farblos.

13.4 Kombination von Hypoderm und multiseriater Epidermis

In der Literatur gibt es unterschiedliche Auffassungen darüber, ob es sich bei dem Wasserspeichergewebe von *Nerium oleander* um ein Hypoderm (vgl. PFITZER, 1872; NAPP-ZINN, 1973; BERGANN & BERGANN, 1983b) oder eine multiseriate Epidermis (vgl. ESAU, 1969; SITTE et al., 1991; FAHN & CUTLER, 1992; LARCHER, 1994) handelt. In einem ist man sich jedoch sicher: Es ist ein subepidermales Wasserspeichergewebe.

Da dieses bei *N. oleander* regelmäßig mehrschichtig an der Blattoberseite auftritt, bleibt die Frage offen, ob hier multiseriate Epidermis und Hypoderm zur gleichen Zeit vorliegen können, eine Kombination, die KAUSMANN (1963) nicht ausschloss. BERGANN & BERGANN (1983a) waren der Ansicht, dass eine solche Kombination von multiseriater Epidermis und Hypoderm auch mit einer entwicklungsgeschichtlichen Analyse der Blätter nicht einwandfrei feststellbar wäre. Mithilfe variegater periklinalchimärischen Formen sollte es jedoch möglich sein, solche Kombinationen aufzudecken (BERGANN & BERGANN, 1983a).

Bei eigenen Untersuchungen konnte mithilfe einer Weißrandform von *N. oleander* festgestellt werden, dass es sich bei dem Wasserspeichergewebe um ein Hypoderm handelt (vgl. Kap. 8.7). Ob es in Kombination mit einer multiseriater Epidermis vorliegt, konnte jedoch nicht festgestellt werden.

PFITZER (1872) konnte mithilfe einer Blattentwicklungsreihe eindeutig feststellen, dass sich das L1-bürtige Protoderm nur antiklin, die L2-bürtige Subepidermale dagegen auch periklin teilt. Weitere Untersuchungen zur Blattentwicklungsgeschichte von *N. oleander* zur Bestätigung von PFITZERS (1872) Aussage stehen noch aus. Arten, die als Kandidaten für eine mögliche Kombination äußerer Wasserspeichergewebe in Frage kommen, müssen noch gefunden werden. *N. oleander* scheint nicht zu dieser Gruppe zu gehören.

Ökomorphologisch betrachtet, ist es irrelevant, ob es sich bei einem äußeren Wassergewebe um eine multiseriate Epidermis, ein Hypoderm oder eine Mischung aus beiden handelt. Die histogenetische Abstammung dagegen ist interessant. Da die Gewebe auf Scheitelschichten zurückgeführt werden können, können mit diesem Wissen züchterische Maßnahmen in Hinblick auf die Anlage einer multiseriater Epidermis oder eines Hypoderms durchgeführt werden.

13.5 Genetisch bedingte Variabilität und Modifikation

13.5.1 Genetisch bedingte Variabilität

Aufgrund der genetisch bedingten Variabilität gleicht kein Individuum dem anderen. Für das Merkmal "Hypoderm" kann eine solche Variabilität festgestellt werden, da es sowohl innerhalb einer Art als auch einer Gruppe nahe verwandter Arten verschieden ausgeprägt sein kann (vgl. Kap. 10).

Die Hybride *Ilex* \times *meserveae* zeigt eine variable Differenzierung der Subepidermalen zu Hypodermzellen oder Mesophyllzellen. So haben die beiden Sorten 'Blue Prince' und 'Blue Princess' eine Palisadenschicht unterhalb der oberen Epidermis, während die Sorte 'Blue Angel' sowohl Mesophyllzellen als auch Hypodermzellen differenziert. Wie bereits in Kap. 10.2.2 angedeutet wurde, besteht die Möglichkeit, dass nicht alle Sorten von *Ilex* \times *meserveae* von den gleichen Eltern abstammen. Die gefundenen Hybriden könnten durchaus auch der Ähnlichkeit wegen zu *Ilex* \times *meserveae* geordnet worden sein.

Innerhalb der beiden Gattungen *Ilex* und *Tradescantia* konnten verschiedene Ausprägungen der L2-bürtigen Schicht beobachtet werden. Bei den Arten beider Gattungen differenziert die Subepidermale sowohl zu Hypodermzellen als auch zu Mesophyllzellen. Bei *Ilex crenata* konnte eine beginnende Entwicklung einer multiseriäten Epidermis festgestellt werden.

13.5.2 Modifikation

Modifikationen sind durch Umwelteinflüsse ausgelöste Veränderungen. Für das Merkmal "Hypoderm" konnte eine modifikative Änderung in der Differenzierung der hypodermalen bzw. subepidermalen Zellen beobachtet werden.

An Blättern der Weißkernform *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' konnte beobachtet werden, dass der Grad der Maskierung der Binnenfelder variiert. Blätter von Pflanzen an einem schattigen Standort und Blätter aus dem unteren Bereich der Pflanzen zeigten eine stärkere Maskierung als die Blätter von Pflanzen an einem helleren Standort und im oberen Bereich der Pflanzen (vgl. ROSCHOW, 2005). Wie in Kap. 6 gezeigt werden konnte, wird die Maskierung durch grüne Mesophyllzellen verursacht, die anstelle des farblosen Hypoderms differenzieren. Je mehr grüne Zellen sich anstelle des Hypoderms befinden, desto stärker ist das Binnenfeld maskiert.

Das untersuchte Blatt von *Clusia major* 'Variegata' zeigte unterhalb der oberen Epidermis ein mindestens vierschichtiges Hypoderm. Die grüne Vergleichsform aus dem Botanischen Garten besaß dagegen nur ein bis zwei Hypodermsschichten.

Ob tatsächlich ein Zusammenhang zwischen der Lichtintensität und der Differenzierung hypodermaler Zellen besteht, muss experimentell untersucht werden (siehe Kap. 14.3).

13.5.3 Züchterische Aspekte

Sowohl in der Gattung *Ilex* als auch in der Gattung *Schefflera* kommen Arten vor, die ein Hypoderm ausbilden oder nicht (vgl. Kap. 10.2 und Kap. 10.4). Hier würden sich Kreuzungsversuche anbieten, um festzustellen, wie das Merkmal "Hypoderm" vererbt wird. Für die Gattung *Ilex* existieren schon Hybridisierungsversuche, bei denen festgestellt wurde, dass das Merkmal in sechs von sieben Kombinationen rezessiv vererbt wird (BAAS, 1978). Kreuzungsversuche mit Gehölzen sind jedoch recht langwierig. Mit krautigen Arten könnten Kreuzungsversuche schneller Ergebnisse bringen. Eine Gattung mit krautigen Pflanzen, die Arten mit und ohne Hypoderm in sich vereint, ist *Tradescantia*.

Xeromorphe Merkmale treten meist in Kombination auf. Lassen sich solche Merkmalskombinationen leichter auf Nachkommen vererben als die Einzelmerkmale? Oder liegen sie schon als Genkombinationen vor? Sind die Anlagen für die Differenzierung als Wasserspeicherzellen in allen Arten vorhanden und brauchen sie in dem Fall nur den richtigen Auslöser, um aktiviert zu werden?

14 Hauptverbreitungsgebiete von Pflanzenarten mit Hypoderm

14.1 Ökologische Amplitude eines wasserspeichernden Hypoderms

Tab. 14-1 und Tab. 14-2 zeigen die Verbreitung der Pflanzenarten, die über ein wasserspeicherndes Hypoderm verfügen. Es ist auffällig, dass die meisten Arten in den Tropen beheimatet sind. Nur wenige sind in den Subtropen zu finden. In der temperierten Zone der nemoralen Wälder leben nur zwei der bisher untersuchten Arten: *Ilex aquifolium* und *Elaeagnus pungens* (BERGANN & BERGANN, 1983b).

14.2 Einflussfaktor Trockenheit

Ein Hydrenchym ist ein Wasserspeichergewebe, das über längere Zeit Wasser speichern kann. Hydrenchyme können peripher, epidermal, hypodermal oder zentral angelegt sein. Bei Bedarf kann das Wasser remobilisiert werden, um stoffwechselaktive Gewebe wie das Assimilationsparenchym über Wochen zu schützen. Um solche Langzeitwasserspeicher auffüllen zu können, müssen die vorkommenden Niederschläge ausreichend sein (ROMBERGER et al., 1993; LÜTTGE, 2004). Ein Wassergewebe ist demnach nur dort nutzbringend, wo regelmäßig viele Niederschläge fallen.

14.2.1 Tropischer Regenwald

Im tropischen Regenwald fallen täglich Niederschläge, so dass es immer feucht ist und die Wasserspeicher regelmäßig aufgefüllt werden können. Epiphytische Bromelien wachsen weit verteilt über die Stämme und Kronen der Bäume. Im oberen Kronenbereich der Regenwaldbäume, der der Sonneneinstrahlung ausgesetzt ist, herrscht ein heißes, trockenes Mikroklima vor (VARESCHI, 1980; WALTER, 1990; GRAHAM & ANDRADE, 2004). Die hier lebenden Arten, zu denen die meisten untersuchten *Bromeliaceae* gehören, weisen neben einem hypodermalen Wasserspeichergewebe weitere xeromorphe Strukturen wie eine äußere kollenchymatische Hypodermschicht auf, die als äußeres Abschlussgewebe dient (vgl. Abb. 11-2).

Am Stammfuß der Laubbäume herrscht dagegen vollhumides Mikroklima. Es ist schattig-kühl und regenärmer, doch läuft genügend Wasser an den Stämmen der Bäume herunter. Hygromorphe Schattenpflanzen wie die untersuchten *Tradescantia*-Arten haben aufgrund der hohen Luftfeuchte und der geringen Lichtintensität eine geringe Transpiration. Die hypodermalen Gewebe bestehen aus großen dünnwandigen Zellen (vgl. Abb. 8-16 und Abb. 10-7). Unter diesen Umweltbedingungen kommt es häufig zu Makrophyllie: größere Blätter schaffen eine größere Transpirationsoberfläche. Die Epidermis kann wie bei *Maranta leuconeura* viele Papillen besitzen, die das Sonnenlicht besser in das Blattinnere transportieren (GUTTENBERG, 1966; VARESCHI, 1980; WALTER, 1990; RICHTER, 2001).

Tab. 14-1: Verbreitung von Pflanzenarten mit Hypoderm in den lauralen und mediterranen Subtropen

laurale Subtropen	laurale und mediterrane Subtropen	mediterrane Subtropen
<i>Coprosma baueri</i> Endl. ¹	<i>Ceropegia linearis</i> ssp. <i>woodii</i>	<i>Ilex aquifolium</i>
<i>Corynocarpus laevigatus</i>	<i>Crassula ovata</i>	<i>Nerium oleander</i>
	<i>Senecio macroglossus</i>	<i>Strelitzia reginae</i>

Tab. 14-2: Verbreitung von Pflanzenarten mit Hypoderm in den Wechselfeuchten und Feuchten Tropen

Wechselfeuchte Tropen	Wechselfeuchte Tropen und Feuchttropen	Feuchttropen
<i>Hoya carnos</i>	<i>Aechmea spec.</i>	<i>Alpinia vittata</i> W. Bull. ⁶
<i>Polyscias scutellaria</i>	<i>Ananas comosus</i>	<i>Ctenanthe burle-marxii</i>
<i>Schefflera actinophylla</i> (Endl.) Harms ²	<i>Clusia major</i>	<i>Ctenanthe lubbersiana</i> ⁶
<i>Schefflera arboricola</i>	<i>Guzmania spec.</i> Ruiz et Pav. ⁶	<i>Ctenanthe oppenheimiana</i> ³
<i>Tradescantia spathacea</i>	<i>Maranta leuconeura</i>	<i>Lophostemon confertus</i> (R. Br.) P.G. Wilson et J.T. Waterh. ⁴
	<i>Musa spec.</i> L. ⁵	<i>Neoregelia carolinae</i> (Beer) L.B. Sm. ⁶
	<i>Nidularium innocentii</i> var. <i>lineatum</i>	<i>Pandanus dubius</i>
	<i>Tradescantia zanon</i>	<i>Pandanus veitchii</i>
		<i>Pitcairnia corallina</i>
		<i>Polyscias paniculata</i>
		<i>Rhipsalidopsis gaertneri</i>
		<i>Schlumbergera spec.</i>
		<i>Vriesea spec.</i> Lindl. ⁶

¹ BERGANN & BERGANN (1983b)

² RASHID (1993)

³ RODRIGUEZ (2002)

⁴ BEARDSSELL & CONSIDINE (1987)

⁵ FAHN (1967)

⁶ BIELE (1992)

14.2.2 Wechselfeuchte Tropen

In den Wechselfeuchten Tropen herrschen mehr als zwei aride Monate im Jahr. In den humiden Monaten können die Wasserspeicher aufgefüllt werden und in den ariden Monaten genutzt werden. Neben den Saisonregenwäldern mit halbimmergrünen Bäumen gibt es im Randbereich zu den ariden Tropen semiaride Savannen und Halbwüsten, wo es nur mindestens zwei humide Monate gibt. Hier besitzen viele Bäume xeromorphe Strukturen wie Kleinwuchs, Flaschenwuchs oder schwammartiges Holz als Wasserspeicher. Blattreduktionen und Verringerung der Blattfläche sind häufig anzutreffen (RICHTER, 2001).

14.2.3 Mediterrane Subtropen

Die mediterranen Subtropen zeichnen sich durch Sommertrockenheit und Winterregen aus. Die zunehmende Aridität und Strahlungsintensität im Sommer mit einhergehender Temperaturerhöhung führt zu einem höheren ökophysiologischen Stress als im feuchten Winter. Es ist die Region der Hartlaubgewächse, die skleromorphe Merkmale zeigen. Neben dem sklerophyllen gibt es auch malakophylle Pflanzentypen, die weiches, behaartes Laub aufweisen, das in der sommerlichen Trockenphase erschlafft. Die Pflanzen überdauern in einem halbwelken Zustand. Hartlaubgewächse haben meist kein Wasserspeichergewebe. Die Blätter verfügen über Einrichtungen zum Verdunstungsschutz und zur Stabilität (NAPP-ZINN, 1984; LERCH, 1985; AGAMI et al., 1990; SITTE et al., 1991; FAHN & CUTLER, 1992; LARCHER, 1994; RICHTER, 2001). Die Arten, deren Blätter ein Hypoderm besitzen, zeigen weitere xeromorphe Strukturen, die denen der xeromorphen Epiphyten ähneln. In älteren Blättern von *Ilex aquifolium* und *Nerium oleander* konnten häufig Wandverdickungen der Hypodermzellen beobachtet werden (vgl. Abb. 8-20).

14.2.4 Laurale Subtropen

Die sommer- und immerfeuchten Subtropen auf den Ostseiten der Kontinente werden den lauralen Subtropen zugeordnet. Die hohen Temperaturen im Sommer gehen mit hoher Feuchtigkeit einher. Während der trockenen Phasen im Winter sind die Transpirationsraten geringer. Laurophylle Arten mit biegsamen, immergrünen Blättern sind auf die feuchten Gebiete beschränkt. Sie verfügen über keine speziellen Schutzvorrichtungen gegen tiefe Temperaturen und Austrocknung. In den trockenen Regionen überwiegen xeromorphe Strukturen (RICHTER, 2001). Die untersuchten Arten der lauralen Subtropen wie *Corynocarpus laevigatus* besitzen feste, ledrige Blätter und gehören nicht zur Gruppe der Laurophyllen (vgl. Abb. 6-15).

14.3 Einflussfaktor Lichtintensität

Dass die Lichtintensität Einfluss auf Pflanzen und Blätter nimmt, ist durch das Vorkommen von Licht- und Schattenpflanzen bzw. -blättern bekannt. Lichtblätter besitzen ein mehrschichtiges Palisadenparenchym. Da eine hohe Lichtintensität meist mit hohen Temperaturen einhergeht, zeigen Lichtblätter xeromorphe Strukturen. Schattenblätter haben dagegen ein schwächer ausgebildetes Palisadenparenchym und hygromorphe Strukturen. Blätter und andere Organe können sich physiologisch an verschiedene Lichtintensitäten anpassen. Bei Starklicht findet eine erhöhte Synthese von carboxylierenden Enzymen und bei Schwachlicht eine vermehrte Pigmentsynthese, besonders von Chlorophyll b und Carotenen, statt (LERCH, 1985; LIBBERT, 1993).

Nicht alle untersuchten Pflanzen zeigen ausgeprägte Sonnen- bzw. Schattenblattmorphologien. Trotzdem scheint die Lichtintensität durchaus einen Einfluss auf die Ausbildung des Hypoderms zu nehmen. Es ist nicht auszuschließen, dass das Hypoderm auch ein Schutz des Assimilationsparenchyms vor zu hoher Strahlung darstellt.

14.3.1 Sonnenblätter mit einem mehrschichtigen Hypoderm

Clusia major zeigt am strahlungsintensiven Standort Teneriffa ein Hypoderm an der Blattoberseite, das mindestens vierschichtig ist (vgl. Abb. 6-20). Ein Vergleichsblatt aus unseren Breiten zeigt dagegen nur ein bis zwei Hypodermsschichten (vgl. Abb. 6-24). Mithilfe der Musteranalyse konnte festgestellt werden (vgl. Kap. 6.7), dass *Clusia major* einen mindestens dreischichtigen Scheitel besitzt. An der Blattoberseite ist ein mehrschichtiges Hypoderm differenziert, das entweder L2-bürtig ist oder von einer tiefer gelegenen Scheitelschicht abstammt.

Es ist nicht auszuschließen, dass ein mehrschichtiges farbloses Wasserspeichergewebe den Weg verlängert, den die Sonnenstrahlung passieren muss, bevor sie zum Mesophyll durchdringt (JORDAN et al., 2005).

Weiterführende Untersuchungen bei *Clusia major*

Arten, die an ihrem ursprünglichen Standort hohen Lichtintensitäten ausgesetzt sind, sollen ihre wesentlichen Strukturmerkmale auch dann behalten, wenn sie in Gewächshäusern in den gemäßigten Breiten kultiviert werden (NAPP-ZINN, 1984). Es wäre interessant zu untersuchen, ob *Clusia major* 'Variegata' vom Standort Teneriffa ihr mindestens vierschichtiges Hypoderm auch bei einer Kultivierung in unseren Breiten beibehalten würde bzw. wie lange es dauert, bis ein ein- bis zweischichtiges Hypoderm – wie bei der grünen Form von *Clusia major* aus den Gewächshäusern des Botanischen Gartens Berlin – differenzieren würde. Im Gegenzug müsste auch geprüft werden, ob die grünen Formen vom Standort Teneriffa auch über ein mindestens vierschichtiges Hypoderm verfügen.

Sollte sich dabei herausstellen, dass die Mehrschichtigkeit bei 'Variegata' erhalten bleibt, stellt sich die Frage, ob es sich dabei um eine Varietät von *Clusia major* oder sogar um eine andere *Clusia*-Art handeln könnte.

14.3.2 Schattenblätter mit einem variablen Hypoderm

Polyscias paniculata 'Variegata' zeigt an hellen und schattigen Standorten ein variabel ausgeprägtes Hypoderm. Schattenblätter besitzen eine Hypodermis, die von grünen hypodermähnlichen Zellen oder grünen Palisadenzellen unterbrochen wurde (vgl. Abb. 6-13). In Lichtblättern ist das Hypoderm durchgehend farblos (vgl. Abb. 6-12). Ähnliches konnte bei *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' festgestellt werden (vgl. Kap. 13.5.2 und ROSCHOW, 2005).

Weiterführende Untersuchungen bei *Polyscias scutellaria* und *Polyscias paniculata*

Ein möglicher Versuchsaufbau zur Untersuchung des Einflusses der Lichtintensität auf die Differenzierung des Hypoderms von *Polyscias scutellaria* und *P. paniculata* könnte so aussehen, dass Jungpflanzen der Weißkernformen beider Arten in Klimakammern bei verschiedenen hohen Lichtintensitäten und Belichtungslängen kultiviert werden. Kontrollpflanzen werden im Gewächshaus kultiviert. Unterschiede im Blattaufbau, insbesondere des Hypoderms, können beobachtet werden, indem zu verschiedenen Zeiten von Blattproben derselben Blätter Querschnitte angefertigt werden. So könnte eventuell der Zeitpunkt der Differenzierung der subepidermalen Zellen zu Mesophyll- oder Hypodermiszellen festgehalten werden.

14.4 Xeromorph oder hygromorph

Das Hypoderm kann als eine xeromorph-sukkulente Struktur eingestuft werden. Xeromorphien sind Anpassungserscheinungen an trockene Standorte. Neben xeromorphen Strukturen werden auch sukkulente Strukturen ausgebildet (THROM, 1993). Wie schon gezeigt werden konnte, weisen selbst tropische Feuchtgebiete Phasen von kürzerer oder längerer Trockenheit auf. Hier sind xeromorphe und sukkulente Strukturen vereint, was besonders gut bei epiphytischen Bromelien beobachtet werden kann.

Doch wie lassen sich epidermale und hypodermale Wassergewebe bei den Unterwuchspflanzen des Tropischen Regenwaldes erklären? VARESCHIS (1980) Ansatz kann hier weiterhelfen: In einer optimalen Umwelt, wie dem tropischen Regenwald, zeigen Blätter eine hohe Formendiversität. Organmutationen, hierzu kann das Hypoderm durchaus gezählt werden, treten häufiger auf. Umweltneutrale Mutationen sind weder schädlich noch nützlich und würden in einer pessimalen Umwelt wie den mediterranen Subtropen selten toleriert.

Untersuchungen zur Entstehung des CAM-Stoffwechsels haben gezeigt, dass dieser wahrscheinlich mit der Entstehung von Wasserspeichergeweben einhergegangen ist. Epiphytische Bromelien, die höchstwahrscheinlich alle über den CAM-Stoffwechsel verfügen, können aus terrestrischen C₃-

Pflanzen hervorgegangen sein (MEDINA, 1974; LÜTTGE, 2004). Eine Erdbromelie mit einem Wasserspeichergewebe, das am schattigen, feuchten Stammfuß weder schädlich noch nützlich gewesen ist, wäre in der Lage gewesen, ökologische Nischen mit gelegentlichen Trockenphasen zu besiedeln, die andere Pflanzen ohne Wasserspeichergewebe nicht besiedeln konnten. Epiphytische Bromelien gibt es heute auf allen Etagen des tropischen Regenwaldes der Neuen Welt.

14.5 Xeromorph oder skleromorph

Einige skleromorphe Arten wie Vertreter der *Protaceae* besitzen ein lignifiziertes Hypoderm an der Blattoberseite, manchmal auch an der Blattunterseite. Dieses hypodermale Gewebe unterscheidet sich vom hypodermalen Wasserspeichergewebe dadurch, dass die Hypodermiszellen nicht in der Lage sind, Wasser zu speichern und mögliche Wasserverluste auszugleichen. Sie dienen eher als Stützgewebe und Strahlungsschutz (JORDAN et al., 2005). Bei Untersuchungen an verschiedenen *Protaceae* konnten JORDAN et al. (2005) feststellen, dass der Skleromorphismus anders als der Xeromorphismus keine Anpassung an trockene Standorte, sondern eine Anpassung an Standorte mit hoher Strahlungsintensität und offener Vegetation ist. Die mehrschichtigen, verholzten Hypodermsschichten und die sehr dicke Kutikula (bis zu 7mal stärker als bei Xerophyten) schwächen die Sonnenstrahlung auf ihren Weg zum Mesophyll so ab, dass keine Schäden durch UV-Strahlung oder Überhitzung auftreten. Die Photosynthese wird offenbar nicht unter dieser Strahlungsabschwächung reduziert.

Skleromorphe Strukturen befinden sich meist nur an der der Strahlung ausgesetzten Blattoberseite. Die Blattunterseite zeigt keine besonderen Anpassungserscheinungen an trockene Standorte. Im Gegensatz dazu sind xeromorphe Strukturen auf beiden Blattseiten ausgebildet und verhindern größere Wasserverluste bzw. versetzen die Pflanzen in der Lage, sie zu vertragen (FAHN & CUTLER, 1992; SALLEO & NARDINI, 2000; JORDAN et al., 2005)

15 Homologe und analoge Strukturen

15.1 Homologiekriterien

Ähnliche Merkmale, die auf einen vermuteten gemeinsamen Vorfahren zurückgeführt werden können, sind homolog. Ähnlichkeiten, die auf einer Anpassung an ähnliche Umwelt- und Lebensbedingungen beruhen, sind analog (SEDLAG & WEINERT, 1987; KUTSCHERA, 2006).

Zur Bestimmung einer vorliegenden Homologie ohne Zuhilfenahme der Verwandtschaft wurden verschiedene Kriterien festgelegt. Diese müssen nicht unbedingt gleichzeitig erfüllt sein und weisen auf eine Verwandtschaft der untersuchten Taxa hin. Die Hauptkriterien sind eine vergleichbare Lage im Gefügesystem (Kriterium der Lage), eine Übereinstimmung in Sondermerkmalen (Kriterium der speziellen Qualität) und das Vorhandensein von Zwischenstufen der Ontogenie eines Merkmals oder Umwandlungsreihen in der Verwandtschaftsgruppe (Kriterium der Kontinuität). Des weiteren werden folgende Hilfskriterien angeführt: das betreffende Merkmal sollte bei einer großen Anzahl nächstähnlicher Arten auftreten, weitere Ähnlichkeiten von gleicher Verbreitung sollten bei nächstähnlichen Arten vorhanden sein und die Wahrscheinlichkeit der Homologie sinkt mit der Häufigkeit des Auftretens eines Merkmals bei sicher nicht verwandten Arten (SEDLAG & WEINERT, 1987; KUTSCHERA, 2006).

15.2 Beurteilung der Struktur "Hypoderm" mithilfe der Homologiekriterien

Im Rahmen dieser Arbeit wurden Pflanzen aus verschiedenen Klassen und Familien der Angiospermen untersucht. Vergleichend dazu wurden auch andere Arten bzw. Gattungen derselben Familie auf die Struktur "Hypoderm" hin untersucht (vgl. Kap. 10). Die Familien, in denen Arten und Gattungen mit Hypoderm auftreten, sind selten eng miteinander verwandt. Die Struktur tritt sowohl bei Dikotylen als auch bei Monokotylen auf. Auch innerhalb der Stämme ist die Struktur "Hypoderm" nicht auf eine Unterklasse beschränkt.

15.2.1 Kriterium der Lage

Das Hypoderm liegt immer in der Subepidermalen und kann sowohl an der Blattoberseite als auch an der Blattober- und -unterseite ausgebildet sein. Bei den bisher untersuchten Arten konnte kein nur auf der Blattunterseite ausgebildetes Hypoderm gefunden werden. Es ist L2- und/oder L3-bürtig.

15.2.2 Kriterium der speziellen Qualität

Hypodermzellen sind farblos und ähneln Epidermiszellen. Sie können als Wasserspeicher, Stützgewebe oder Strahlungsschutz dienen oder alle drei Funktionen ausüben. Das Hypoderm unterscheidet sich in der Ausprägung seiner Stärke, in der Größe seiner Zellen und in der Sicherheit seines Auftretens. In der Nähe der Schließzellen konnte bei einigen untersuchten Arten ein Anzeigen des Idiotyps im sonst farblosen Gewebe entdeckt werden (Ringzellen).

15.2.3 Kriterium der Kontinuität

Besonders bei der Familie der *Araliaceae* mit der Gattung *Polyscias*, bei der Gattung *Tradescantia* und bei der Gattung *Ilex* konnte das Auftreten von Zwischenformen festgestellt werden.

In der Familie der *Araliaceae* gibt es sowohl Arten mit einem durchgehenden Hypoderm (*Schefflera arboricola*), ohne Hypoderm (*Fatsia japonica*) und mit einem variablen Hypoderm (*Polyscias scutellaria*). Die Zwischenform des variablen Hypoderms bei *Polyscias* zeigt ein nicht immer vollständig ausgebildetes Hypoderm. Es wird teilweise von Mesophyllzellen unterbrochen, die anstelle der Hypodermzellen differenzieren.

Die Gattung *Tradescantia* zeigt Arten mit Hypoderm (*T. spathacea*), ohne Hypoderm, aber mit einer großzelligen Epidermis (*T. albiflora*) und einer beginnenden Ausbildung einer multiseriaten Epidermis (*T. fluminensis*, *T. crassula*).

Die Gattung *Ilex* zeigt ein ähnliches Bild wie die Gattung *Tradescantia*. Es kommen Arten mit Hypoderm (*I. aquifolium*), ohne Hypoderm (*I. × altaclerensis*) und mit Ansätzen zu einer multiseriaten Epidermis (*I. crenata*) vor. Zusätzlich konnte bei *I. × meserveae* eine starke Variabilität des Hypoderms festgestellt werden. Neben Sorten mit einem variablen Hypoderm ('Blue Angel') gibt es Sorten ohne Hypoderm ('Blue Prince', 'Blue Princess').

15.2.4 Hilfskriterien

Die beiden ersten Hilfskriterien beziehen sich auf die Frage des Vorkommens des Merkmals bei nächstähnlichen Arten. Ist die Verwandtschaft geklärt, kommt das dritte Hilfskriterium zum Tragen: Homolog ist eine Struktur nur dann, wenn sie bei nahe verwandten Organismen auftritt. Tritt die Struktur "Hypoderm" innerhalb einer Familie oder sogar einer Gattung auf, wie in Kap. 10 gezeigt werden konnte, kann man von einer homologen Struktur sprechen.

15.2.5 Homolog oder analog

Die Struktur "Hypoderm" tritt bei verschiedenen Familien, Ordnungen und Klassen auf. Sie ist nicht auf einen Stamm beschränkt. Die Frage, ob sich die Struktur "Hypoderm" auf einen stammesgeschichtlichen Vorfahren zurückführen lässt, kann hier nicht geklärt werden. Innerhalb einer Gattung oder Familie kann das Hypoderm als eine homologe Struktur angesehen werden. Die in Kap. 10 untersuchten Arten stellen jedoch jeweils nur einen kleinen Ausschnitt der rezenten Gattungen dar. Zur Gattung *Ilex* zählen etwa 400 Arten, zur Gattung *Polyscias* etwa 100-150 Arten, zur Gattung *Schefflera* etwa 700 Arten, zur Gattung *Tradescantia* etwa 70 Arten und zur Gattung *Crassula* etwa 200 Arten (EHRHARDT et al., 2002). Um den Nachweis zu erbringen, dass es sich beim Hypoderm eindeutig um eine homologe Struktur handelt, müssten weitere Vertreter der Gattungen, in denen Hypodermbildner auftreten, anatomisch untersucht werden.

Die Struktur "Hypoderm" tritt auch bei verschiedenen nicht nahe verwandten Arten auf, so dass es in dieser Hinsicht eine analoge Struktur ist. Das Hypoderm wäre somit eine Struktur, die durch denselben Selektionsdruck "Trockenheit" bei verschiedenen Pflanzen mehrmals unabhängig voneinander entstanden sein könnte.

Doch führte der Selektionsdruck "Trockenheit" in der Evolution nicht immer zur Ausbildung eines Hypoderms. Neben diesem gibt es viele weitere Anpassungsstrukturen, die teils, einzeln teils in Kombination mit anderen auftreten (siehe Kap. 11).

15.3 Beurteilung der Struktur "Multiseriate Epidermis" mithilfe der Homologiekriterien

Die multiseriate Epidermis ist wie das Hypoderm ein äußeres Wassergewebe. Ein Vergleich der beiden Strukturen soll klären, ob es sich um analoge Strukturen handelt. In Kap. 10.6 wurden Vertreter der Gattung *Ficus* vergleichend untersucht. Weitere Beschreibungen zu Arten mit multiseriater Epidermis wurden der Literatur entnommen.

15.3.1 Kriterium der Lage

Die multiseriate Epidermis liegt immer unmittelbar im Anschluss an die äußere Epidermisschicht. Sie kann sowohl an der Blattoberseite wie bei *Ficus deltoidea* und *Peperomia obtusifolia* als auch auf der Blattober- und -unterseite wie bei *Ficus elastica* und *Begonia heracleifolia* Schltdl. et Cham. ausgebildet sein (PFITZER, 1872; BERGANN & BERGANN, 1983a). Sie wird von der L1-Schicht des Vegetationsscheitels gebildet und entsteht durch perikline Teilungen der Epidermis.

15.3.2 Kriterium der speziellen Qualität

Die erste Epidermisschicht, die das Blatt abschließt, besteht aus kleinen Zellen. Die nachfolgenden Schichten können ebenfalls klein sein oder sich nach innen hin vergrößern. Die inneren Epidermiszellen sind Wasserspeicherzellen. Die multiseriate Epidermis unterscheidet sich in ihrer Schichtenanzahl und der Größe ihrer Zellen. Bei einigen Arten wie *Ficus benjamina* sind keine Chloroplasten, bei *Peperomia glabella* (Sw.) A. Dietr. und *Peperomia scandens* Ruiz et Pav. sind regelmäßig Chloroplasten enthalten (PFITZER, 1872; BERGANN & BERGANN, 1983a).

15.3.3 Kriterium der Kontinuität

In der Gattung *Ficus* mit *Ficus pumila* und *Ficus deltoidea* und in der Gattung *Begonia* mit *Begonia dregei* Otto et A. Dietr. können Zwischenformen zwischen einer einschichtigen und einer multiseriater Epidermis aufgeführt werden. *Ficus pumila* zeigt in der einschichtig vorliegenden Epidermis stellenweise perikline Teilungen, die auf eine Entwicklung zu einer multiseriater Epidermis hindeuten. *Ficus deltoidea* besitzt im Gegensatz zu den anderen untersuchten *Ficus*-Arten nur an der Blattoberseite eine multiseriate Epidermis. Bei *Begonia dregei* besteht die einschichtige Epidermis aus großlumigen Zellen (PFITZER, 1872).

15.3.4 Hilfskriterien

Die Struktur "Multiseriate Epidermis" kann als homolog eingestuft werden, da sie in den vorgestellten Gattungen *Peperomia*, *Ficus* und *Begonia* regelmäßig bei vielen Arten auftritt (PFITZER, 1872; GUTTENBERG, 1966; NATHO et al., 1990).

15.3.5 Die multiseriate Epidermis als analoge Struktur zum Hypoderm

Multiseriate Epidermis und Hypoderm zeigen anatomische Ähnlichkeiten. Ihre Zellen unterscheiden sich vom Blattmesophyll, sind in den meisten Fällen farblos und dienen als Wasserspeicher. Diese Ähnlichkeiten können als eine Anpassung an gleiche Umweltbedingungen angesehen werden. Das Hauptverbreitungsgebiet beider Strukturen liegt in den feuchten bis wechselfeuchten Tropen. Die Tatsache, dass sowohl hypodermale als auch epidermale Wassergewebe innerhalb einer Gattung vorkommen können, wie es bei *Tradescantia* und *Ilex* der Fall ist, legt nahe, dass sich beide Strukturen unabhängig voneinander entwickelt haben und dass beide in Bezug auf die Wasserspeicherfunktion als funktionell gleichwertig anzusehen sind.

Der Ursprung beider Wassergewebe liegt in verschiedenen Schichten des Vegetationsscheitels. Die multiseriate Epidermis entstammt L1, das Hypoderm ist L2- und/oder L3-bürtig. Somit kann nicht von einer gleichen Abstammung der Zellschichten ausgegangen werden. Die beiden Strukturen sollten als analog eingestuft werden.

15.4 Homologe Reihen für die Struktur "Hypoderm"

15.4.1 Homologe Reihe für die *Araliaceae*

Für die Struktur "Hypoderm" kann aufgrund der vergleichenden Untersuchungen in Kap. 10.4 eine Progressionsreihe für die Familie der *Araliaceae* aufgestellt werden (siehe Tab. 15-1).

Fatsia japonica, *Schefflera veitchii* und *Schefflera elegantissima* besitzen kein Hypoderm. Sie stehen am Anfang der Reihe. *Schefflera arboricola* mit den beiden voneinander unabhängigen Hypodermis-schichten (vgl. RASHID, 1993) steht am Ende der Reihe. Beide Formen sind stabil und variieren selten.

Die hypodermähnlichen Zellen mit Chloroplasten bei *Fatshedera lizei* und *Hedera colchica* stellen eine Zwischenform zwischen den subepidermalen, chlorophyllführenden Palisadenzellen und den farblosen Hypodermiszellen dar. Den nächsten Schritt zu einem vollständigen Hypoderm stellen die Subepidermalen von *Polyscias scutellaria* und *Polyscias paniculata* dar. Es gibt sowohl Blätter mit einem durchgehenden, farblosen Hypoderm, als auch Blätter, in denen farblose Hypodermiszellen, hypodermähnliche Zellen und chlorophyllführende Palisadenzellen gleichzeitig auftreten. Bei beiden *Polyscias*-Arten scheint auch eine Abhängigkeit der Ausprägung des Hypoderms von der Lichtintensität vorzuliegen. *Schefflera actinophylla* hat ein mindestens zweischichtiges Hypoderm an der Blattoberseite (RASHID, 1993).

Tab. 15-1: Progressionsreihe für die Struktur "Hypoderm" für die Familie der *Araliaceae*

Progressionsreihe "Hypoderm"	Auswahl an Arten
kein Hypoderm	<i>Fatsia japonica</i> , <i>Schefflera veitchii</i> , <i>Schefflera elegantissima</i>
hypodermähnliche Schicht an der Blattoberseite	× <i>Fatshedera lizei</i> , <i>Hedera colchica</i>
variables Hypoderm und hypodermähnliche Zellen an der Blattoberseite	<i>Polyscias scutellaria</i> , <i>Polyscias paniculata</i>
zweischichtiges Hypoderm an der Blattoberseite	<i>Schefflera arboricola</i> , <i>Schefflera actinophylla</i>

Tab. 15-2: Progressionsreihe für die Struktur "Hypoderm" am Beispiel ausgewählter Arten

Progressionsreihe "Hypoderm"	Auswahl an Arten
kein Hypoderm	<i>Fatsia japonica</i> , <i>Schefflera veitchii</i> , <i>Schefflera elegantissima</i>
hypodermähnliche Schicht an der Blattoberseite	× <i>Fatshedera lizei</i> , <i>Hedera colchica</i> , <i>Senecio macroglossus</i> , <i>Schlumbergera spec.</i>
variables Hypoderm und hypodermähnliche Zellen an der Blattoberseite	<i>Polyscias scutellaria</i> , <i>Polyscias paniculata</i> , <i>Ilex</i> × <i>meserveae</i>
einschichtiges Hypoderm an der Blattoberseite mit teilweisen periklinen Teilungen	<i>Ilex aquifolium</i> , <i>Corynocarpus laevigatus</i> , <i>Tradescantia zanonina</i>
zweischichtiges Hypoderm an der Blattoberseite	<i>Schefflera arboricola</i>
einschichtiges Hypoderm an der Blattober- und -unterseite mit teilweisen periklinen Teilungen	<i>Hoya carnosa</i> , <i>Crassula ovata</i> , <i>Tradescantia spathacea</i> , <i>Maranta leuconeura</i> , <i>Ctenanthe burle-marxii</i> , <i>Ananas comosus</i> , <i>Clusia major</i>
zweischichtiges Hypoderm an der Blattober- und -unterseite	<i>Pandanus veitchii</i>

15.4.2 Allgemeine Entwicklungsreihe für die Struktur "Hypoderm"

Ähnlich wie für die *Araliaceae* kann für die Struktur "Hypoderm" eine allgemeine Progressionsreihe vom Einfachen zum Komplizierten aufgestellt werden (siehe Tab. 15-2).

Zu Beginn stehen auch hier die Arten ohne Hypoderm. Den Abschluss bilden das zweischichtige Hypoderm von *Schefflera arboricola* und die beidseitig ausgebildeten Hypodermsschichten der *Bromeliaceae* und der *Pandanus*-Arten.

Als Zwischenformen zu einem durchgehenden, einschichtigen Hypoderm an der Blattoberseite erscheinen die hypodermähnlichen Zellen von *Schlumbergera spec.* und das variable Hypoderm von *Polyscias paniculata*. Die Arten mit einem durchgehend einschichtigen Hypoderm wie *Ilex aquifolium* weisen vereinzelte perikline Teilungen auf, die zu einem stellenweise zweischichtigen Hypoderm führen, wie es bei *Corynocarpus laevigatus* charakteristisch ist.

Ein beidseitig einschichtig ausgebildetes Hypoderm liegt bei *Hoya carnosa* vor. Auch hier treten vereinzelt perikline Teilungen am oberseitigen Hypoderm auf, die bei *Tradescantia spathacea* charakteristisch sind. Bei *Pandanus veitchii* ist ein beidseitig mehrschichtig ausgebildetes Hypoderm vorhanden. Bei den *Bromeliaceae* liegt auf der Blattunterseite mindestens eine Hypodermsschicht vor, die aber auch perikline Teilungen aufweisen kann.

15.4.3 Eine Struktur in Entwicklung

Tab. 15-1 und Tab. 15-2 zeigen, dass sich die Struktur "Hypoderm" noch in Entwicklung befindet. Es gibt viele Zwischenformen, die sich zwischen dem L2-bürtigen Mesophyll und dem L2-bürtigen Hypoderm einordnen lassen. Einzelne Nuancen sind hierbei nicht berücksichtigt worden. Die letzten drei Unterpunkte in Tab. 15-2 sind als gleichwertig anzusehen, da sie auch getrennt voneinander als vorläufiger Höhepunkt der Entwicklung gesehen werden können. Sowohl die Ausbildung eines zweischichtigen oberseitigen Hypoderms wie bei *Schefflera arboricola* als auch die Ausbildung eines beidseitigen Hypoderms wie bei den *Bromeliaceae* kann als Fortschritt betrachtet werden. Im Fall der *Bromeliaceae* bildet die erste Schicht des mehrschichtigen Hypoderms ein Ersatzabschlussgewebe zur abgetragenen Epidermis.

15.5 Bedeutung der homologen Reihen

Nach dem "Gesetz der homologen Reihe" nach VAVILOV (BECKER, 1993) ist es möglich, dass gleiche Strukturen bei nahe verwandten Arten auftreten können. Für die Struktur "Hypoderm" bedeutet das, dass, wenn sie einmal vorhanden ist, die Möglichkeit besteht, dass sie auch bei nahe verwandten Arten auftritt. So könnten auch bei den Vertretern der *Araliaceae*, die bisher noch nicht über ein Hypoderm verfügen, irgendwann Mutationen auftreten, die die Differenzierung zu Hypodermzellen bewirken.

Bei Gräsern ist die Ausbildung eines hypodermalen Wasserspeichergewebes nicht weit verbreitet. Bei *Stenotaphrum secundatum* und *Arundo donax* befinden sich über den Leitbündeln jedoch hypodermale Zellen als Stützgewebe. Es wäre möglich, dass sich die vorhandene hypodermale Struktur weiterentwickelte und sich nicht nur auf den Bereich der Leitbündel beschränken, sondern mantelförmig um das gesamte Blatt reichen würde. Auch in anderen Gräsern, wie zum Beispiel den Getreidepflanzen, könnte die Struktur "Hypoderm" auftreten. Ein hypodermales Wasserspeichergewebe, das einen zusätzlichen Schutz vor Strahlung gibt, wäre ein interessantes Züchtungsziel.

15.6 Mögliche Auslöser für die Entwicklung eines Hypoderms

15.6.1 Die Evolution der Blätter

Als die Pflanzen im Silur (vor etwa 444 bis 416 Mio. Jahren) die Landflächen besiedelten, entwickelten sich neue Strukturen, um das Landleben der vorher wasserbewohnenden Pflanzen zu ermöglichen. Blätter entstanden und mit ihnen morphologische Strukturen wie Kutikula und Stomata, die es ermöglichten, in der veränderten Atmosphäre zu überleben (CRONK, 2001; KUTSCHERA, 2006).

Fossilien aus dem frühen Devon (vor etwa 410 Mio. Jahren) zeigen, dass die ersten Blätter eher Zweigen ähnelten, die photosynthetisch aktiv waren. Zum Ende des Devon existierten bereits Blätter mit einer flachen Spreite. Man geht davon aus, dass die Entwicklung einer flachen Blattspreite mit einem Absinken der CO₂-Konzentration der Luft während des Devons einherging. Bei einer hohen CO₂-Konzentration der Luft wäre eine flache Spreite der Überhitzung ausgesetzt gewesen. Auch die Dichte der Stomata scheint mit der Veränderung des CO₂-Gehaltes verbunden zu sein. So sind bei einem hohen Gehalt an CO₂ weniger Stomata notwendig, um genügend CO₂ für die Photosynthese aufnehmen zu können (CROXDALE, 2000; KENRICK, 2001).

Die Entwicklung eines bifazialen Blattes setzt voraus, dass die Expression der für die Differenzierung des meristematischen Gewebes verantwortlichen Gene (KNOX-Gene) asymmetrisch ist, so dass ein oberseitiges Palisadenparenchym und ein unterseitiges Schwammparenchym entsteht. Es konnte gezeigt werden, dass die Blattunterseite schon bei den ersten Blättern des Devon existierte. Die Blattoberseite entstand erst etwa 200 Mio. Jahre später (CRONK, 2001). Die ersten Angiospermen traten während der Kreidezeit (vor etwa 145 Mio. Jahren) auf.

Die morphologischen Unterschiede der Blätter verschiedener Arten und Habitate ist auf eine Spezialisierung und evolutive Adaptation an verschiedene Umweltbedingungen zurückzuführen (SHEPARD & PURUGGANAN, 2002). Es wird vermutet, dass eine einzige Änderung in einem wichtigen Regulatorgen eine große Wirkung auf morphologische Strukturen haben kann. Dabei könnte der daraus resultierende Phänotyp einen Selektionsvorteil in einer veränderten Umwelt haben (DIMICHELE & BATEMAN, 1996; BATEMAN et al., 1998).

15.6.2 Klimatische Faktoren

Verschiedene Blattstrukturen können auf den Einfluss äußerer klimatischer Bedingungen zurückgeführt werden (vgl. Kap. 15.6.1). Für die Entwicklung eines Hypoderms wurden Trockenheit und Strahlungsintensität als mögliche Selektionsfaktoren betrachtet (vgl. Kap. 14).

Bei den beiden Zwischenformen *Polyscias paniculata* und *Polyscias scutellaria* war zu beobachten, dass die Lichtintensität offenbar einen Einfluss auf die Differenzierung der Subepidermalen zu Hypodermzellen oder Mesophyllzellen hat.

Die Entstehung von Wassergewebe steht vermutlich in Zusammenhang mit der Entstehung des CAM-Stoffwechsels, der vor etwa 250 Mio. Jahren während des Perm zum ersten Mal bei den Isoëtales aufgetreten ist. Damaliger Auslöser war der niedrige CO₂-Gehalt der Luft. *Clusiaceae* mit der Gattung *Clusia*, die sowohl den CAM-Stoffwechsel als auch – bei *Clusia major* – ein Hypoderm haben, gibt es seit der Kreidezeit (vor etwa 90 Mio. Jahren), während der eine Wärmeperiode herrschte (KUTSCHERA, 2006; LÜTTGE, 2004). Während der Eiszeiten des Pleistozäns (vor etwa 1,8 Mio. Jahren) gab es in den damaligen und heutigen Regionen der tropischen Regenwälder nachweislich länger anhaltende Trockenzeiten. Auch während des Holozäns (vor etwa 4000 Jahren) konnten Trockenzeiten, aber auch langanhaltende Regenzeiten nachgewiesen werden (COLINVAUX, 1989).

Es ist anzunehmen, dass Wasserspeichergewebe und insbesondere hypodermale Wasserspeichergewebe während lang anhaltender Trockenzeiten mehrmals unabhängig voneinander entstanden sein können.

15.6.3 Molekulare Phylogenetik

Die molekulare Phylogenetik erarbeitet Stammbäume auf Grundlage der genetischen Informationen im Zellkern (Kern-DNA und rRNA), in den Mitochondrien (mt-DNA) und in den Chloroplasten (cl-DNA). Bei naher Verwandtschaft zweier Arten sind sich die Nukleotidsequenzen sehr ähnlich. Je unähnlicher sich die Sequenzen sind, desto mehr Mutationen und Rekombination sind im Laufe der Generationsfolgen aufgetreten. Der mithilfe des Sequenzvergleichs ermittelte Zeitpunkt der Artaufspaltung stimmt in der Regel mit gefundenen Fossilreihen überein (CUÉNOUD et al., 2000; PLUNKETT et al., 2004a, b; KUTSCHERA, 2006).

Ein phylogenetisches Dendrogramm ist ein Stammbaumschema, das neben der Darstellung der Verwandtschaftsbeziehungen der untersuchten Organismen auch eine Zeitachse enthält. Je näher zwei Arten miteinander verwandt sind, desto weniger weit muss an der Zeitachse zurückgegangen werden, um den letzten gemeinsamen Vorfahren ausfindig zu machen. Geschlossene Abstammungsgemeinschaften werden Claden genannt, die auch als monophyletische Gruppen bezeichnet werden können. Monophyletisch bedeutet, dass aus einer hypothetischen Ausgangsart zwei Tochterarten hervorgegangen sind und die Ausgangsart aufgehört hat zu existieren (KUTSCHERA,

2006). Paraphyletische Gruppen umfassen im Gegensatz zu den monophyletischen Gruppen nicht alle Nachkommen (SEDLAG & WEINERT, 1987).

Für die Gattungen *Ilex* und *Polyscias* sowie die *Araliaceae* konnten Arbeiten mit phylogenetischen Untersuchungen auf molekularer Basis gefunden werden, die im Folgenden vorgestellt werden.

Phylogenetisches Dendrogramm für die Gattung *Ilex*

Für die Erstellung phylogenetischer Dendrogramme anhand von morphologischen und anatomischen Vergleichen sind in dieser Arbeit zu wenig Arten einer Gattung untersucht worden. Allein die Gattung *Ilex* besteht aus ca. 400 Arten, von denen für diese Arbeit nur vier für Vergleichszwecke herangezogen wurden (vgl. Kap. 10.2).

CUÉNOD et al. (2000) verglichen die Chloroplasten-DNA von 115 verschiedenen *Ilex*-Arten. Sie kamen zu dem Schluss, dass die Gattung *Ilex* bereits im frühen Tertiär (vor etwa 65 Mio. Jahren) weltweit verbreitet war. Im Eozän (vor etwa 56 Mio. Jahren) erlebte die Gattung eine Zeit der hohen Diversifizierung, aus der wahrscheinlich die rezenten Arten hervorgegangen sind. Die Gattung *Ilex* lässt sich nach geographischen und ökologischen Gesichtspunkten in vier Hauptgruppen unterteilen: die Amerikanische Clade, die Eurasische Clade, die Asiatisch/Nordamerikanische Clade und die Laubabwerfende ("Deciduous") Clade. *Ilex crenata* gehört der Asiatisch/Nordamerikanischen Gruppe an. *Ilex aquifolium* und die beiden Elter der untersuchten Hybriden, *Ilex rugosa* und *Ilex perado*, werden der Eurasischen Gruppe zugeordnet (CUÉNOD et al., 2000; MANEN et al., 2002).

Hier könnten sich basierend auf dem phylogenetischen Dendrogramm von CUÉNOD et al. (2000) weitere Untersuchungen an *Ilex*-Arten anschließen, um den Ursprüngen von Hypoderm und multiseriater Epidermis in dieser Gattung auf den Grund zu gehen. Von besonderem Interesse wären zum einen die *I. crenata* nahe stehenden Arten *I. maximowicziana* Loes. und *I. pedunculosa* Miq. aus der Asiatisch/Nordamerikanischen Clade und zum anderen die *I. aquifolium* nahe stehenden Arten *I. rugosa* F. Schmidt, *I. perado* Aiton und *I. latifolia* Thunb. aus der Eurasischen Clade (vgl. CUÉNOD et al., 2000).

Phylogenetische Untersuchungen für die Familie der *Araliaceae*

Zur Familie der *Araliaceae* werden 41 bis 50 Gattungen gezählt. Zu den artenreichsten Gattungen zählen *Schefflera* mit etwa 700 Arten und *Polyscias* mit etwa 150 Arten (EIBL et al., 2001; EHRHARDT et al., 2002).

WEN et al. (2001) konnten mithilfe der Sequenzanalyse von rRNA von 70 Arten aus 40 Gattungen der *Araliaceae* diese in zwei monophyletische Gruppen einordnen. Zur "*Aralia-Polyscias-Pseudopanax*"-Gruppe wird u. a. *Polyscias* gerechnet. In die "*Eleutherococcus-Dendropanax-Schefflera*"-Gruppe werden u. a. *Schefflera*, *Fatsia* und *Hedera* eingeordnet. Die *Araliaceae* scheinen ihren Ursprung im paläotropischen Raum, der Afrika, Südasien, die indomalayischen und polynesischen Inselgruppen

und Neuseeland umfasst, zu haben. Die Arten der temperierten Zone sind offenbar mehrmals unabhängig von ihren tropischen und subtropischen Verwandten entstanden (WEN et al., 2001).

PLUNKETT et al. (2004b) stellten mithilfe von Kern- und Chloroplasten-DNA von 107 Arten aus 37 Gattungen der *Araliaceae* eine Einordnung in drei mit der geographischen Verbreitung übereinstimmende Hauptgruppen auf: die "*Aralia*"- und die "*Asian palmate*"-Gruppe, die im ost- und südostasiatischen Raum präsent sind, und die "*Polyscias-Pseudopanax*"-Gruppe, die im Pazifikraum und im Indischen Ozean verbreitet ist. Sie nehmen an, dass die geographische Verbreitung und Diversifizierung der Hauptgruppen mit dem Auseinanderdriften von Gondwana während der Kreidezeit (vor etwa 135 Mio. Jahren) zusammenhängt (PLUNKETT et al., 2004b).

EIBL et al. (2001) untersuchten 26 Arten der Gruppe "*Polyscias* sect. *Tieghemopanax*", die in Neukaledonien verbreitet sind. Sie stellten fest, dass diese Gruppe monophyletisch ist. Sie scheint auf einen Vorfahren zurückzugehen, der nach der Abspaltung Neukaledoniens von Australien (vor etwa 74 Mio. Jahren) in diesem Gebiet siedelte (EIBL et al., 2001).

Für die Subclade "Südwestindisches Becken (IOB)" der Gattung *Polyscias* stellten PLUNKETT et al. (2004a) fest, dass sie paraphyletisch ist. Sie scheint auf die Gattungen *Cuphocarpus* und *Gastonia* zurückzugehen. Diese Subclade wird wiederum aufgrund der geographischen Verbreitung und morphologischer Gemeinsamkeiten in acht Untergruppen unterteilt. Die Subclade "Südwestindisches Becken (IOB)" zeigt enge verwandtschaftliche Beziehungen zu den malaysischen Vertretern von *Polyscias* (PLUNKETT et al. 2004a).

Die beiden Hauptgattungen *Schefflera* und *Polyscias* sind in verschiedenen geographischen Räumen verbreitet. Ob sie auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgehen, konnte noch nicht belegt werden. Die Familie der *Araliaceae* hat sich schon sehr früh aufgespalten, so dass die Struktur "Hypoderm" bei Vertretern beider Gattungen unabhängig voneinander entstanden sein kann. *Polyscias* wird nach der geographischen Verbreitung in verschiedene Gruppen eingeteilt. *P. paniculata* ist auf Mauritius verbreitet und in der Subclade "Südwestindisches Becken (IOB)". *P. scutellaria* ist laut EHRHARDT et al. (2002) in Neukaledonien verbreitet, nach EIBL et al. (2001) jedoch nicht der neukaledonischen *Polyscias*-Gruppe, sondern der Malaysischen Gruppe zuzuordnen.

Es bieten sich daher weitere Untersuchungen an Vertretern der Subclade "Südwestindisches Becken (IOB)" und Vertretern der Malaysischen Gruppe an, um herauszufinden, ob das Merkmal "Hypoderm" bei beiden Gruppen unabhängig voneinander entstanden ist oder auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgeht (vgl. EIBL et al., 2001). Weiterhin ist die monophyletische Gruppe "*Polyscias* sect. *Tieghemopanax*" dahingehend interessant für anatomische Untersuchungen, als dass sie endemisch auf Neukaledonien vorkommt und wahrscheinlich auf einen Vorfahren zurückgeht.

Die molekular-phylogenetischen Untersuchungen scheinen zu bestätigen, dass die Struktur "Hypoderm" mehrmals unabhängig voneinander bei verschiedenen Arten und zu verschiedenen Zeiten entstanden ist.

Teil V Zusammenfassung

16 Zusammenfassung

Variabilität und Musteranalyse variegater Periklinalchimären

Die Anwesenheit eines hypodermalen, farblosen Gewebes bewirkt, dass das Binnenfeld des Blattes unmaskiert hervortritt. Liegt eine grüne oder chlorophylldefekte Schicht unterhalb der Epidermis, wird das Binnenfeld maskiert.

Die Konstitution der L2 variegater Periklinalchimären kann an der ersten subepidermalen Mesophyllschicht abgelesen werden, die auf die Epidermis des Blattes folgt. Liegt ein farbloses, L2-bürtiges hypodermales Gewebe vor, wird die Musteranalyse variegater Periklinalchimären erschwert. Dahingehend wurden verschiedene Möglichkeiten für die Bestimmung der Konstitution der L2 untersucht.

Weißkernformen verschiedener Arten mit Hypodermbildung zeigen in ihrem eigentlich unmaskierten Binnenfeld scheinbar makulate Muster. Da es sich bei diesen Formen jedoch um stabile Periklinalchimären handelt, kann die Ursache nicht auf den Wechsel von grünen und chlorophylldefekten Zellen wie bei einer Entmischung zurückgeführt werden. Ein Wechsel von farblosen und grünen Zellen erweckt den Eindruck einer makulaten Musterung. Dieser Wechsel kann verschiedene Ursachen haben. In Anlehnung an die Begriffe Sekundärmuster und Maskierung wurden neue Begriffe erstellt, die die unterschiedliche Entstehung der Muster berücksichtigen.

Primärmasken entstehen durch das teilweise Ergrünen der L2-bürtigen farblosen, hypodermalen Schicht, die bei Weißkernformen der Konstitution GGW idiotypisch grün ist. Diese Form der Maskierung konnte bei *Polyscias scutellaria* 'Balfourii' (GGW) und *Polyscias paniculata* 'Variegata' (GGW) festgestellt werden. Die subepidermale Schicht kann sich im Falle einer Primärmaske aus farblosen Hypodermzellen, grünen, hypodermähnlichen Zellen und grünen Palisadenzellen zusammensetzen. Dabei konnte beobachtet werden, dass bei einer leichten Maskierung die hypodermähnlichen Zellen überwogen, während bei einer starken Maskierung die Palisadenzellen überwogen. Primärmasken zeigen den Idiotyp der L2-bürtigen Schicht an.

Sekundärmasken entstehen durch lokale perikline Teilungen der L2- bzw. L3-bürtigen Schicht im Blatt. Die Zellen, die in die untere Zellreihe gelangen, differenzieren zu Mesophyllzellen, die den Idiotyp der L2 bzw. L3 anzeigen. Sekundärmasken wurden bei *Clusia major* 'Variegata' (GGW), *Schefflera arboricola* 'Gold Capella' (GGGW) und 'Gerda' (GGWW) festgestellt.

Eine weitere Form der scheinbar makulaten Musterung der weißen Blattbereiche konnte bei den beiden variegaten Formen von *Corynocarpus laevigatus*, 'Judandra' (GGW) und 'Variegata' (GWG), beobachtet werden. Die chlorophylldefekte Komponente scheint ergrünungsfähig zu sein. In den chlorophylldefekten Geweben liegen kleinere oder größere Inseln mit gelbgrünen, chlorophylldefekten Plastiden.

Bei einem beidseitig ausgebildeten Hypoderm können die Ringzellen, die in der Nähe der Schließzellen im Bereich der Atemhöhlen ausgebildet werden, als Bestimmungskriterium für die L2 herangezogen werden. Es konnte festgestellt werden, dass zwei verschiedene Formen von Ringzellen differenziert werden. Mesophyllartige Ringzellen, wie sie bei den *Bromeliaceae* vorkommen, enthalten Plastiden und zeigen somit den Idiotyp der L2 an. Hypodermale Ringzellen, wie sie bei den *Marantaceae* vorkommen, sind wie das Hypoderm farblos. Zwischenformen, bei denen die Ringe teils aus Mesophyllzellen, teils aus Hypodermzellen bestanden, konnten bei *Tradescantia spathacea* und *Hoya carnosa* beobachtet werden. Mithilfe dieser Untersuchungsergebnisse wurde eine Definition für die Ringzellen erarbeitet, die sowohl die Lage als auch den Inhalt der Zellen berücksichtigt.

Für die beiden periklinalchimärischen Formen von *Strelitzia reginae* (GGW) und *Pandanus veitchii* (WWG) konnte aufgrund der Besonderheit ihrer Blattanatomie die Konstitution der L2 nicht direkt bestimmt werden. Die Musteranalyse wurde daher anhand ähnlicher Musterformen anderer variegater Periklinalchimären mit bekannter Scheitelkonstitution vergleichend durchgeführt. Für *Strelitzia reginae* konnte so eine GGW-Konstitution angenommen werden. *Pandanus veitchii* ist eine Weißbrandchimäre der Konstitution WWG.

Bei einigen untersuchten Arten konnte eine Zellform gefunden werden, die halb Hypoderm- und halb Mesophyllzelle ist. Diese hypodermähnlichen Zellen ähneln in ihrer Form den Hypodermzellen, sind aber nicht farblos, sondern enthalten Plastiden. Sie können einzeln, in Gruppen oder als ganze Zellschicht auftreten. Sie entstehen offenbar durch das Ergrünen von Hypodermzellen.

Die Bestimmungskriterien für die Konstitution der L2 wurden in einem Flussdiagramm zusammengefasst. Neben dem Hypoderm werden auch die Anwesenheit einer multiseriaten Epidermis und die Besonderheiten der Differenzierung der Subepidermalen bei Partnerinduktion und wachstumsgehemmter L2 berücksichtigt.

Variabilität und Ökomorphologie

Die verschiedenen untersuchten Arten mit Hypoderm wurden hinsichtlich ihrer geographischen Verbreitung in Vegetationszonen eingeordnet. Dabei wurde festgestellt, dass das Hauptverbreitungsgebiet in den feuchten bis wechselfeuchten Tropen liegt. Nur wenige Arten sind in den Subtropen oder der temperierten Zone beheimatet. Daraus ließen sich Einflussfaktoren auf die Entstehung eines Hypoderms ableiten.

Trockenheit bzw. Wasserverfügbarkeit scheint einer der Faktoren zu sein, der die Entstehung eines hypodermalen Wasserspeichergewebes begünstigt haben könnte. Sowohl die xeromorphen Epiphyten wie die *Bromeliaceae* als auch die hygromorphen Schattenpflanzen der Tropen wie die *Marantaceae* verfügen über hypodermale Wasserspeicher. Es gibt eine genetische Variabilität in der Ausprägung des Hypoderms. Bei den *Bromeliaceae* ist das Hypoderm mehrschichtig. Die äußeren, kleinen Zellen sind als sekundäres Abschlussgewebe, die inneren großen Zellen als Wasserspeicherzellen

differenziert. Die *Marantaceae* haben dagegen ein ein- bis zweischichtiges Hypoderm, das aus großlumigen Wasserspeicherzellen besteht.

Die Lichtintensität scheint ein weiterer Einflussfaktor für die Ausbildung von Hypodermen zu sein. Die xeromorphen Epiphyten und die Hartlaubgewächse der mediterranen Subtropen sind einer hohen Strahlung ausgesetzt. Offenbar kann die Strahlung durch die Kombination einer dicken Kutikula und eines meist mehrschichtigen hypodermalen Gewebes soweit abgeschwächt werden, dass keine Schäden im Assimilationsparenchym verursacht werden. Bei den beiden untersuchten *Polyscias*-Arten und *Clusia major* konnte beobachtet werden, dass die Lichtintensität die Hypodermausprägung scheinbar auch modifikativ beeinflusst.

Die genetisch bedingte Variabilität der Hypodermdifferenzierung bietet Ansätze für die Dürre-resistenzforschung.

Variabilität und Evolution

Die Vielzahl der untersuchten Arten erlaubte es, die Struktur "Hypoderm" unter dem Gesichtspunkt der Homologie zu betrachten. Mithilfe der Homologiekriterien kann es innerhalb nahe verwandter Arten als homolog eingestuft werden. Da es aber sowohl bei vielen nichtverwandten Arten als auch bei Monokotylen und Dikotylen gleichermaßen verbreitet ist, ist das Hypoderm eine analoge Struktur.

Innerhalb verwandter Arten variiert die Ausprägung der Subepidermalen stark. So kommen bei den *Araliaceae*, der Gattung *Ilex* und der Gattung *Tradescantia* Arten mit Hypoderm, ohne Hypoderm und einem variablen Hypoderm vor. *Ilex crenata* und *Tradescantia fluminensis* zeigen sogar die beginnende Entwicklung einer multiseriaten Epidermis.

Die Entstehung von Wasserspeichergeweben wird in Zusammenhang mit der Entstehung des CAM-Stoffwechsels im Perm (vor etwa 299 bis 251 Mio. Jahren) vermutet (LÜTTGE, 2004). Ein Vergleich verschiedener phylogenetischer Dendrogramme auf der Basis von Sequenzanalysen für die *Araliaceae* und *Ilex* (CUÉNOD et al., 2000; EIBL et al., 2001; WEN et al., 2001; PLUNKETT et al., 2004a, b) zeigt, dass die Zeit der größten Diversifizierung dieser Gattungen gegen Ende der Kreidezeit und zu Beginn des Tertiärs (vor etwa 100 bis 50 Mio. Jahren) lag. In diesem Zeitraum kann auch die Entstehung eines Hypoderms bei Vertretern dieser Gattungen vermutet werden.

Die phylogenetischen Dendrogramme und die Tatsache, dass das Hypoderm bei vielen nichtverwandten Arten vorkommt, legen nahe, dass das Hypoderm mehrmals unabhängig voneinander bei verschiedenen Arten zu verschiedenen Zeiten entstanden ist.

Teil VI Anhang

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1-1: Schematische Darstellung eines Weißkernblattes (Grün-Grün-Weiß) als Aufsicht (links) und im Querschnitt (rechts) mit dem phänotypischen Erscheinungsbild der Schichten.....	5
Abb. 1-2: Schematische Darstellung eines Weißrandblattes (Grün-Weiß-Grün) als Aufsicht (links) und im Querschnitt (rechts) mit dem phänotypischen Erscheinungsbild der Schichten.....	5
Abb. 2-1: Schematische Darstellung eines Weißkernblattes (Grün-Grün-Weiß) mit einem durch ein Hypoderm unmaskiertem Binnenfeld als Aufsicht (links) und als Querschnitt (rechts) mit dem phänotypischen Erscheinungsbild der Gewebe.....	9
Abb. 2-2: Schematische Darstellung eines Weißkernblattes (Grün-Grün-Weiß) mit einem durch Partnerinduktion unmaskiertem Binnenfeld als Aufsicht (links) und als Querschnitt (rechts) mit dem phänotypischen Erscheinungsbild der Gewebe.....	9
Abb. 2-3: Schematische Darstellung eines Weißkernblattes (Grün-Grün-Weiß) mit einer multiseriaten Epidermis als Aufsicht (links) und als Querschnitt (rechts) mit dem phänotypischen Erscheinungsbild der Gewebe.	12
Abb. 3-1: Einteilung der Xerophyten nach der Art ihrer Anpassung (nach FAHN & CUTLER, 1992)	13
Abb. 5-1: Schematische Darstellung der Musterformen variegater Periklinalchimären mit Hypodermbildung...	19
Abb. 5-2: Weißrandform <i>Hoya carnosa</i>	20
Abb. 5-3: Weißrandform <i>Corynocarpus laevigatus</i> 'Variegata': Die weißen Ränder einiger Blätter zeigen ein scheinbar makulantes Muster.	20
Abb. 5-4: Weißkernform <i>Schefflera arboricola</i> 'Rising Sun'.....	20
Abb. 5-5: Weißrandform <i>Crassula ovata</i>	21
Abb. 5-6: Weißrandform <i>Schefflera arboricola</i> 'Henriette'.	21
Abb. 5-7: Weißkernform <i>Schefflera arboricola</i> 'Gerda'.	21
Abb. 6-1: Weißkernform <i>Schefflera arboricola</i> 'Gold Capella' (GGGW): Scheinbar makulate Bereiche in abaxialen Einzelblättern.....	35
Abb. 6-2: Querschnitt durch ein Blatt von <i>S. arboricola</i> 'Gold Capella': An der Blattoberseite liegen mind. zwei Hypodermsschichten zwischen Epidermis und chlorophylldefektem Mesophyll. (130fach).....	35
Abb. 6-3: Querschnitt an der Blattoberseite durch einen scheinbar makulanten Bereich von <i>S. arboricola</i> 'Gold Capella': Grüne Palisadenzellen unterhalb der beiden hypodermalen Schichten. (280fach).....	35
Abb. 6-4: Weißkernform <i>Schefflera arboricola</i> 'Gerda' (GGWW): Scheinbar makulate Bereiche in einem adaxialen Einzelblatt.....	36
Abb. 6-5: Querschnitt durch einen scheinbar makulanten Bereich eines adaxialen Blattes von <i>S. arboricola</i> 'Gerda': Die zweite Zellschicht nach der Epidermis ist teils als Hypoderm, teils als Mesophyll ausgebildet. (130fach).....	36

Abb. 6-6: Querschnitt durch einen scheinbar makulaten Bereich eines adaxialen Blattes von <i>S. arboricola</i> 'Gerda': Die zweite Hypodermis schicht wird von grünen Mesophyllzellen unterbrochen. (280fach).....	36
Abb. 6-7: <i>Polyscias scutellaria</i> 'Balfourii' (GGWG): links mit leicht maskierten, scheinbar makulaten Binnenfeldern, rechts mit stark maskierten Binnenfeldern.	40
Abb. 6-8: Querschnitt durch das unmaskierte Binnenfeld von <i>P. scutellaria</i> 'Balfourii': An der Blattoberseite liegt unter der Epidermis ein farbloses Hypoderm. (280fach)	40
Abb. 6-9: Querschnitt durch das stark maskierte Binnenfeld von <i>P. scutellaria</i> 'Balfourii': An der Blattoberseite liegt unter der oberen Epidermis eine grüne Palisadenschicht. (280fach).....	40
Abb. 6-10: Querschnitt durch ein Blatt von <i>P. scutellaria</i> 'Balfourii' im Bereich des inneren grünen Binnenfeldes: Unterhalb der L3-bürtigen chlorophylldefekten Palisadenschicht liegen grüne L4-bürtige Mesophyllzellen. (280fach).....	41
Abb. 6-11: <i>Polyscias paniculata</i> 'Variegata' (GGW) mit verschieden stark maskierten Binnenfeldern.	41
Abb. 6-12: Querschnitt durch das unmaskierte Binnenfeld von <i>P. paniculata</i> 'Variegata': An der Blattoberseite liegt unter der Epidermis ein farbloses Hypoderm. (280fach)	41
Abb. 6-13: Querschnitt durch das leicht maskierte Binnenfeld von <i>P. paniculata</i> 'Variegata': Die farblose Hypodermis schicht wird an einigen Stellen von grünen Zellen unterbrochen. (280fach)	42
Abb. 6-14: Querschnitt durch ein ergrüntes Blatt von <i>P. paniculata</i> 'Variegata': Die chlorophylldefekten Mesophyllzellen unterhalb des farblosen Hypoderms sind ergrünt. (280fach).....	42
Abb. 6-15: <i>Corynocarpus laevigatus</i> 'Judandra' (GGW) mit unmaskierten und maskierten Blättern mit scheinbar makulatem Muster.....	42
Abb. 6-16: Querschnitt durch einen leicht maskierten Bereich von <i>C. laevigatus</i> 'Judandra': An der Blattoberseite befindet sich unterhalb des farblosen Hypoderms eine Schicht grüner Zellen. (280fach).....	43
Abb. 6-17: Querschnitt durch einen scheinbar makulaten Bereich von <i>C. laevigatus</i> 'Judandra': Innerhalb des chlorophylldefekten Mesophylls liegen mehrere chlorophylldefekte, gelbgrüne Zellen. Über der unteren Epidermis liegt eine Reihe grüner Zellen. (280fach)	43
Abb. 6-18: Querschnitt durch einen scheinbar makulaten Randbereich von <i>C. laevigatus</i> 'Variegata' (GGW): Unterhalb des farblosen Hypoderms liegen L2-bürtige chlorophylldefekte, gelbgrüne und weiße Zellen nebeneinander. (280fach).....	43
Abb. 6-19: Blatt von <i>Clusia major</i> 'Variegata' (GGW) mit scheinbar makulaten Teilmaskierungen im Binnenfeld.....	48
Abb. 6-20: Querschnitt an der Blattoberseite im unmaskierten Binnenfeld von <i>C. major</i> 'Variegata': Unter der oberen Epidermis liegen vier bis fünf Hypodermis schichten. (130fach).....	48
Abb. 6-21: Querschnitt an der Blattunterseite im unmaskierten Binnenfeld von <i>C. major</i> 'Variegata': Unterhalb des chlorophylldefekten Gewebes liegen vier grüne Schichten. (130fach).....	48

Abb. 6-22: Querschnitt an der Blattunterseite von <i>C. major</i> 'Variegata': Im Anschluss an die untere Epidermis liegt eine Hypodermis, die in der Nähe der Schließzellen Chloroplasten enthält. (550fach)	49
Abb. 6-23: Querschnitt an der Blattoberseite in einem leicht makulaten Bereich eines Blattes von <i>C. major</i> 'Variegata': Zwischen den chlorophylldefekten Palisadenzellen liegen Inseln grüner Zellen. (130fach)	49
Abb. 6-24: Querschnitt durch ein grünes Blatt von <i>C. major</i> vom Berliner Standort: Es sind weniger Hypodermis-Schichten ausgebildet als bei 'Variegata'. (280fach).....	49
Abb. 6-25: Weißkernform von <i>Crassula ovata</i> (WK) mit streifiger, scheinbar makulater Maskierung des Binnenfeldes.	52
Abb. 6-26: Querschnitt im unmaskierten Binnenfeld von <i>C. ovata</i> (WK): Unterhalb der oberen Epidermis liegt ein farbloses Hypoderm. (130fach).....	52
Abb. 6-27: Querschnitt durch das maskierte Binnenfeld von <i>C. ovata</i> (WK): Auf der Blattunterseite folgt auf das farblose Hypoderm ein Bereich mit grünen Zellen. (130fach).....	52
Abb. 6-28: Querschnitt durch das Blatt einer grünen Form von <i>C. ovata</i> : Auf der Blattunterseite folgt auf die Epidermis ein farbloses Hypoderm. (130fach).....	53
Abb. 6-29: Querschnitt an der Blattunterseite eines unmaskierten Blattes von <i>C. ovata</i> (WR): Das grüne Mesophyll reicht bis das farblose Hypoderm heran. (130fach).....	53
Abb. 7-1: Blätter einer variegaten Form von <i>Strelitzia reginae</i>	62
Abb. 7-2: Nahaufnahme des scheinbar makulaten Bereichs in einem variegaten Blatt von <i>S. reginae</i>	62
Abb. 7-3: Querschnitt durch einen scheinbar makulaten Bereich von <i>S. reginae</i> : Unterhalb eines dreischichtigen Hypoderms befindet sich eine Schicht, die teils als Hypoderm, teils als Mesophyll differenziert ist. (130fach) .	62
Abb. 7-4: Querschnitt durch das Blatt einer grünen Form von <i>S. reginae</i> : Unterhalb der oberen Epidermis liegt ein drei- bis vierschichtiges Hypoderm. (280fach)	63
Abb. 7-5: Querschnitt durch das Blatt einer grünen Form von <i>S. reginae</i> : Oberhalb der unteren Epidermis liegt ein einschichtiges Hypoderm, das im Bereich der Schließzellen unterbrochen ist. (550fach).....	63
Abb. 7-6: Schema eines Blattquerschnittes von <i>Pandanus veitchii</i> zum Scheitelaufbau (G = Grünes Gewebe, W = chlorophylldefektes Gewebe)	67
Abb. 7-7: Blätter der Weißrandform <i>Pandanus veitchii</i>	68
Abb. 7-8: Querschnitt durch das unmaskierte Binnenfeld von <i>P. veitchii</i> : Unterhalb der Epidermis liegen zwei hypodermale Schichten. (280fach).....	68
Abb. 7-9: Flächenschnitt an der Unterseite eines Blattes von <i>P. veitchii</i> : In den Schließzellen befinden sich chlorophylldefekte Plastiden. (550fach)	68
Abb. 7-10: Querschnitt durch das unmaskierte Binnenfeld von <i>P. veitchii</i> : In Schließzellennähe enthält die zweite Hypodermis-Schicht Chloroplasten. (280fach)	69
Abb. 7-11: Querschnitt durch das maskierte Binnenfeld von <i>P. veitchii</i> : Unterhalb des farblosen Hypoderms liegen chlorophylldefekte und grüne Palisadenzellen nebeneinander. (280fach).....	69

Abb. 7-12: Querschnitt durch den Übergangsbereich zwischen Binnenfeld und Rand von <i>P. veitchii</i> : Grüne Palisadenzellen aus dem Binnenfeld stoßen an chlorophylldefekte Palisadenzellen aus dem Randmesophyll. (280fach)	69
Abb. 8-1: Querschnitt durch das Blatt der grünen Form <i>Billbergia nutans</i> : Die Ringzellen in der Nähe der Schließzellen enthalten Chloroplasten. (280fach)	72
Abb. 8-2: Querschnitt durch das Blatt einer Weißkernform von <i>Ananas comosus</i> : Die Ringzellen im Anschluss an die Schließzellen enthalten Chloroplasten. (550fach)	72
Abb. 8-3: Flächenschnitt durch das Blatt einer Weißkernform von <i>Nidularium innocentii</i> var. <i>lineatum</i> : Grüne, ringförmig angeordnete Zellen in der Nähe der Schließzellen. (280fach)	72
Abb. 8-4: Weißrandform von <i>Aechmea spec.</i> (GGW).	73
Abb. 8-5: Querschnitt durch das Blatt einer Weißrandform von <i>Aechmea spec.</i> : Die Ringzellen im Anschluss an die Schließzellen enthalten Reste chlorophylldefekter Plastiden. (550fach)	73
Abb. 8-6: Flächenschnitt durch das Blatt einer Weißrandform von <i>Aechmea spec.</i> : Die Ringzellen in der Nähe der Schließzellen enthalten Reste chlorophylldefekter Plastiden. (550fach)	73
Abb. 8-7: Weißkernform <i>Tradescantia spathacea</i> 'Variegata' (GGW).	75
Abb. 8-8: Querschnitt durch das Blatt von <i>T. spathacea</i> 'Variegata': Im Bereich der Atemhöhle grenzen Ringzellen mit Chloroplasten an die farblosen Hypodermzellen. (130fach)	75
Abb. 8-9: Flächenschnitt durch das Blatt von <i>T. spathacea</i> 'Variegata': Der L2-bürtige Ring ist nicht vollständig grün. (130fach)	75
Abb. 8-10: Weißrandform <i>Tradescantia spathacea</i> 'Tricolor' (GGW).	76
Abb. 8-11: Querschnitt durch das Blatt von <i>T. spathacea</i> 'Tricolor': Die Ringzellen enthalten gelbgrüne Plastiden. (280fach)	76
Abb. 8-12: Flächenschnitt durch das Blatt von <i>T. spathacea</i> 'Tricolor': Der L2-bürtige Ring um die Schließzellen ist chlorophylldefekt. (130fach)	76
Abb. 8-13: Weißkernform <i>Hoya carnosa</i> 'Tricolor' (GGW).	80
Abb. 8-14: Flächenschnitt durch ein Blatt von <i>H. carnosa</i> 'Tricolor': Die Ringzellen enthalten keine Chloroplasten. (550fach)	80
Abb. 8-15: Flächenschnitt durch ein Blatt von <i>H. carnosa</i> 'Tricolor': Einzelne Ringzellen enthalten Chloroplasten. (550fach)	80
Abb. 8-16: Querschnitt durch den dunkleren Bereich eines Blatt von <i>Maranta leuconeura</i> 'Kerchoviana': Auf beiden Blattseiten liegt ein einschichtiges Hypoderm. Die oberen Epidermiszellen sind papillös. (280fach)	81
Abb. 8-17: Querschnitt durch das Blatt von <i>Ctenanthe burle-marxii</i> : Die Ringzellen enthalten keine Chloroplasten. (550fach)	81
Abb. 8-18: Flächenschnitt durch das Blatt von <i>Maranta leuconeura</i> 'Kerchoviana': Die Ringzellen um die Schließzellen enthalten keine Chloroplasten. (280fach)	81

Abb. 8-19: <i>Nerium oleander</i> : oben Weißrandform, unten Weißkernform.	84
Abb. 8-20: Querschnitt durch ein Blatt der grünen Form von <i>N. oleander</i> : Unterhalb der Epidermis liegen zwei bis drei hypodermale Schichten. (280fach).....	84
Abb. 8-21: Querschnitt durch die Krypta eines grünen Blattes von <i>N. oleander</i> : An die Epidermis schließen sich direkt grüne Zellen an. (280fach).....	84
Abb. 8-22: Querschnitt durch das Binnenfeld eines Weißkernblattes von <i>N. oleander</i> : Farblose Hypodermis und chlorophylldefektes Mesophyll liegen untereinander. (280fach).....	85
Abb. 8-23: Querschnitt durch die Krypta eines Weißkernblattes von <i>N. oleander</i> : An die Epidermis schließen sich direkt grüne Zellen an. (550fach)	85
Abb. 8-24: Querschnitt durch die Krypta eines Weißrandblattes von <i>N. oleander</i> : An die Epidermis schließen sich direkt chlorophylldefekte Zellen an. (280fach).....	85
Abb. 9-1: Querschnitt durch ein Blatt der grünen Form von <i>Hoya carnosa</i> : Zwischen dem farblosen Hypoderm und der grünen Palisadenschicht liegt eine hypodermähnliche Schicht mit Chloroplasten. (280fach).....	90
Abb. 9-2: Querschnitt durch den Randbereich eines Blattes von <i>H. carnosa</i> 'Tricolor' (GGW): Die Chloroplasten in der hypodermähnlichen Schicht sind kleiner als die des Randmesophylls. (280fach).....	90
Abb. 9-3: Querschnitt durch einen maskierten Bereich eines Blattes von <i>Polyscias scutellaria</i> 'Balfourii' (GGW): Das Hypoderm (links) wird von grünen, hypodermähnlichen Zellen unterbrochen. (280fach).....	90
Abb. 9-4: Querschnitt durch einen maskierten Bereich eines Blattes von <i>Polyscias paniculata</i> 'Variegata' (GGW): Anstelle des Hypoderms liegen grüne, hypodermähnliche Zellen und grüne Palisadenzellen. (280fach)	91
Abb. 9-5: Querschnitt durch ein grünes Blatt von <i>×Fatshedera lizei</i> : Unterhalb der oberen Epidermis befinden sich hypodermähnliche Zellen. (280fach).....	91
Abb. 9-6: Querschnitt durch ein Blatt der Weißrandform von <i>×Fatshedera lizei</i> : Zwischen Epidermis und grüner Palisadenschicht liegt eine Reihe chlorophylldefekter, hypodermähnlicher Zellen. (280fach)	91
Abb. 9-7: Querschnitt durch ein Blatt der grünen Form von <i>Senecio macroglossus</i> : Unterhalb der oberen Epidermis liegt eine Zellreihe, die weniger und kleinere Chloroplasten enthält als das darunterliegende Mesophyll. (280fach).....	94
Abb. 9-8: Querschnitt durch einen Blattspross von <i>Schlumbergera spec.</i> : Die Zellen zwischen Epidermis und grünem Mesophyll sind bis auf einige kleine Chloroplasten farblos. (280fach).....	94
Abb. 9-9: Querschnitt durch den silbrig-grauen Bereich eines Blattes von <i>Ceropegia linearis ssp. woodii</i> : Die hypodermähnlichen Zellen enthalten kleinere Chloroplasten als die darunterliegenden Zellen. (280fach).....	94
Abb. 9-10: Querschnitt durch einen Übergangsbereich von grün zu silbrig-grau eines Blattes von <i>C. linearis ssp. woodii</i> : Im grünen Bereich reichen die Palisadenzellen bis an die Epidermis heran. (130fach).....	95
Abb. 9-11: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Ilex × meserveae</i> 'Blue Angel': Die Palisadenschicht wird von grünen, hypodermähnlichen Zellen und Palisadenzellen unterbrochen. (550fach).....	95

Abb. 9-12: Querschnitt durch ein junges Blatt von <i>Schefflera arboricola</i> 'Henriette' (GWGG): Beide Hypodermis-schichten zeigen ihren Idiotyp an. (550fach)	95
Abb. 10-1: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Ilex × meserveae</i> 'Blue Angel': Unterhalb der oberen Epidermis liegt ein variables Hypoderm. (280fach).....	100
Abb. 10-2: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Ilex × meserveae</i> 'Blue Prince': Zwischen Epidermis und Palisadenparenchym liegt kein Hypoderm. (280fach)	100
Abb. 10-3: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Ilex aquifolium</i> 'Alaska': Unterhalb der oberen Epidermis liegt ein einschichtiges Hypoderm, das stellenweise auch zweischichtig sein kann. (280fach)	100
Abb. 10-4: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Ilex × altaclerensis</i> 'Wilsonii': Zwischen Epidermis und Palisadenparenchym liegt keine hypodermale Schicht. (280fach).....	101
Abb. 10-5: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Ilex crenata</i> 'Stokes': Die Epidermis weist stellenweise perikline Teilungswände auf. (280fach).....	101
Abb. 10-6: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Ilex crenata</i> 'Convexa': Die perikline Teilungswand in der Epidermiszelle ist deutlich zu sehen. (550fach).....	101
Abb. 10-7: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Tradescantia spathacea</i> 'Tricolor' (WR): Epidermis- und Hypodermzellen sind sehr großlumig. (130fach).....	109
Abb. 10-8: Weißrandform <i>Tradescantia zanonii</i> 'Mexican Flag' (GWG).....	109
Abb. 10-9: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Hedera colchica</i> : Zwischen der Epidermis und der Palisadenschicht liegt eine grüne, hypodermähnliche Schicht. (280fach).....	109
Abb. 10-10: Querschnitt durch ein grünes Blatt von <i>Fatsia japonica</i> : Unter der oberen Epidermis liegen sowohl langgestreckte als auch gestauchte hypodermähnliche Mesophyllzellen. (280fach)	110
Abb. 10-11: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Sedum nussbaumerianum</i> : Die beiden Zellreihen unterhalb der Epidermis sind als Wasserspeichergewebe differenziert. (280fach)	110
Abb. 10-12: Querschnitt durch ein Blatt der Weißrandform von <i>Ficus deltoidea</i> (GWG): An der Blattoberseite befindet sich eine zwei- bis dreischichtige multiseriate Epidermis. (280fach)	110
Abb. 11-1: Weißkernform <i>Nidularium innocentii</i> var. <i>lineatum</i> (GGW).	116
Abb. 11-2: Querschnitt durch ein grünes Blatt von <i>Billbergia nutans</i> : Die erste kleinzellige Hypodermis-schicht übernimmt die Funktion eines Abschlussgewebes. (280fach)	116
Abb. 11-3: <i>Philodendron scandens</i>	116
Abb. 11-4: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Philodendron scandens</i> : Obere und untere Epidermis bestehen aus großen, wasserreichen Zellen. (130fach)	117
Abb. 11-5: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Olea europaea</i> : Stützzellen und Haarfilz schützen das Blatt vor Austrocknung. (130fach)	117
Abb. 11-6: Querschnitt durch ein Blatt von <i>Pandanus dubius</i> : Im hypodermalen Gewebe befinden sich Sklerenchymfasern. (280fach)	117

Abb. 12-1: Flussdiagramm zur Bestimmung des Genotyps der L2-bürtigen Subepidermalen (W = Weiß, G = Grün): Die Zahlen in den Kreisen verweisen auf die Beschreibung in Kap. 12.6..... 125

Tabellenverzeichnis

Tab. 3-1: Xeromorphe Merkmale und deren Häufigkeit des Auftretens bei 71 xeromorphen Arten in % (nach FAHN & CUTLER, 1992)	14
Tab. 5-1: Auswahl wissenschaftlicher Arbeiten zu variegaten Periklinalchimären	18
Tab. 5-2: Untersuchte Arten und Abbildungen ihrer periklinalchimärischen Musterformen (WK = Weißkernform, WR = Weißrandform).....	19
Tab. 5-3: Verschiedene Herkünfte periklinalchimärischer Formen	22
Tab. 5-4: Untersuchte Pflanzenarten mit Angabe der Herkunft des Pflanzenmaterials, der geographischen Verbreitung und der Vegetationszone (nach RICHTER, 2001).....	23
Tab. 10-1: Verschiedene Ausprägungen der L1- und L2-bürtigen Schicht bei Vertretern der Gattung <i>Ilex</i>	99
Tab. 10-2: Verschiedene Ausprägungen der L1- und L2-bürtigen Schicht bei Vertretern der Gattung <i>Tradescantia</i>	103
Tab. 10-3: Verschiedene Ausprägungen der L2-bürtigen Schicht bei Vertretern der <i>Araliaceae</i>	105
Tab. 10-4: Verschiedene Ausprägungen der L1- und L2-bürtigen Schicht bei Vertretern der <i>Crassulaceae</i>	107
Tab. 10-5: Verschiedene Ausprägungen der L1-bürtigen Schicht bei Vertretern der Gattung <i>Ficus</i>	108
Tab. 14-1: Verbreitung von Pflanzenarten mit Hypoderm in den lauralen und mediterranen Subtropen.....	134
Tab. 14-2: Verbreitung von Pflanzenarten mit Hypoderm in den Wechselfeuchten und Feuchten Tropen.....	134
Tab. 15-1: Progressionsreihe für die Struktur "Hypoderm" für die Familie der <i>Araliaceae</i>	143
Tab. 15-2: Progressionsreihe für die Struktur "Hypoderm" am Beispiel ausgewählter Arten	143

Literaturverzeichnis

Arbeiten, die nicht im Original vorgelegen haben, sind durch einen (in Klammern gesetzten) Quellennachweis gekennzeichnet.

- AGAMI, M., LIPS, S.H. & OERTLI, J.J., 1990: Strength of Sclerophyllous Cells to Resist Collapse Due to Negative Turgor Pressure. *Acta Oecologica*. 11, S. 281-289
- BAAS, P., 1978: Inheritance of foliar and nodal anatomical characters in some *Ilex* hybrids. *Bot. J. Linn. Soc. London*. 77, S. 41-52
- BATEMAN, R.M. ET AL., 1998: Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, S. 263-292 (CRONK, 2001)
- BEARDSSELL, D. & CONSIDINE, J., 1987: Lineages, Lineage Stability and Pattern Formation in Leaves of Variegated Chimeras of *Lophostemon confertus* (R. Br.) Wilson & Waterhouse and *Tristaniaopsis laurina* (Smith) Wilson & Waterhouse (Myrtaceae). *Austr. J. Bot.* 35, S. 701-14
- BEARDSSELL, D. & NORDEN, U., 2004: *Ficus rubiginosa* 'Variegata', a Chlorophyll-deficient Chimera with Mosaic Patterns Created by Cell Divisions from the Outer Meristematic Layer. *Annals of Botany*. 94, S. 51-58
- BECKER, H., 1993: Pflanzenzüchtung. UTB 1744, Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart
- BERGANN, F. & BERGANN, L., 1983a: Zur Entwicklungsgeschichte des Angiospermenblattes. 2. Über die Blattmusterbildung bei meso- und diektochimärischen Formen von *Peperomia*-Arten, insbesondere unter Beteiligung des "Dermatogens" an der Mesophyllbildung. *Biol. Zbl.* 102, S. 403-429
- BERGANN, F. & BERGANN, L., 1983b: Zur Entwicklungsgeschichte des Angiospermenblattes. 3. Über unmaskierte Binnenfelder in den Blattspreiten periklinalchimärischer Buntheiten von *Elaeagnus pungens*, *Coprosma baueri*, *Ilex aquifolium*, *Hoya carnosa* und *Nerium oleander*. *Biol. Zbl.* 102, S. 657-673
- BIELE, R., 1992: Untersuchungen zur Klassifizierung von Variegationsmustern bei heterohistontischen Monocotylen. Dissertation. Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin
- BRAUNE, W., LEMAN, A. & TAUBERT, H., 1991: Pflanzenanatomisches Praktikum I. 6. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Jena
- BUDER, J., 1928: Der Bau des phanerogamen Sproßvegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimärentheorie. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 46, S. 20-21 (TILNEY-BASSETT, 1986)
- BURK, L.G., STEWART, R.N. & DERMEN, H., 1964: Histogenesis and Genetics of a Plastid-Controlled Chlorophyll Variegation in Tobacco. *Amer. J. Bot.* 51 (7), S. 713-724
- CHITTENDEN, R., 1927: Vegetative segregation. *Bibl. Genetica*. III, S. 335-442
- COLINVAUX, P.A., 1989: Der Amazonas-Regenwald. In: Crutzen, P.: Atmosphäre, Klima, Umwelt. 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- COX, C.B. & MOORE, P.D., 1987: Einführung in die Biogeografie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart

- CRONK, Q.C.B., 2001: Plant evolution and development in post-genomic context. *Nat. Rev.* 2, S. 607-619
- CROXDALE, J.L., 2000: Stomatal patterning in angiosperms. *Amer. J. Bot.* 87, S. 1069-1080
- CUÉNOUD, P., DEL PERO MARTINEZ, M.A., LOIZEAU, P.-A., SPICHIGER, R., ANDREWS, S. & MANEN, J.-F., 2000: Molecular Phylogeny and Biogeography of the Genus *Ilex* L. (Aquifoliaceae). *Annals of Botany*. 85, S. 111-122
- DAWE, R.K. & FREELING, M., 1991: Cell lineage and its consequences on higher plants. *The Plant Journal*. 1(1), S. 3-8
- DERMEN, H., 1960: Nature of plant sports. *Amer. Hort. Mag.* 39, S. 123-173
- DiMICHELE, W.A. & BATEMAN, R.M., 1996: Plant paleoecology an evolutionary inference: two examples from the Paleozoic. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 90, S. 223-247 (CRONK, 2001)
- DU VINAGE, S., 1989: Musteranalysen an weißbunten Vertretern von *Crassula lactea*, *Chlorophytum comosum*, *Rhodea japonica* und *Ophiopogon jaburan*. Diplomarbeit. Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin
- EDWARDS, C., SANSON, G.D., ARANWELA, N. & READ, J., 2000: Relationships between sclerophylly. leaf biomechanical properties and leaf anatomy in some Australian heath and forest species. *Plant Biosystems*. 134, S. 261-277
- EHRHARDT, W., GÖTZ, E., BÖDEKER, N. & SEYBOLD, S., 2002: Zander. Handwörterbuch der Pflanzennamen. 17. Auflage. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart
- EIBL, J.M., PLUNKETT, G.M. & LOWRY II, P.P., 2001: Evolution of *Polyscias* sect. *Tieghemopanax* (Araliaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequence data. *Adansonia*. 23 (1), S. 23-48
- ENCKE, F., BUCHHEIM, G. & SEYBOLD, S., 1984: Zander. Handwörterbuch der Pflanzennamen. 13. Auflage. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart
- ESAU, K., 1969: Pflanzenanatomie. Gustav Fischer Verlag, Jena
- FAHN, A. & CUTLER, D.F., 1992: Xerophytes. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart
- FAHN, A., 1967: Plant Anatomy. Pergamon Press, Oxford, London, Edinburgh, New York, Toronto, Sidney, Paris, Braunschweig
- GRAHAM, E.A. & ANDRADE, J.L., 2004: Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Amer. J. Bot.* 91, S. 699-706
- GRIEGER, P., 2007: Untersuchungen zur Züchtung variegater *Pelargonium* x *zonale*-Hybriden auf tetraploider Stufe. Dissertation. Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin, <http://edoc.hu-berlin.de/dissertationen/grieger-patrick-2007-06-29/PDF/grieger.pdf>
- GUTTENBERG, H. VON, 1966: Pflanzenanatomie. Akademie-Verlag, Berlin
- HAGEMANN, R., 1999: Allgemeine Genetik. 4. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin
- HANSEN, M.J., 2005: Genotyp-Identifizierung und Wechselwirkungen an zwei *Populus*-Chimären. Dissertation. Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin

- HOPPE, J.R., BOOS, E., LUDWIG, T., WIEDEMANN, M. & STÜTZEL, T., 09.03.2007: SysTax - a Database System for Systematics and Taxonomy. <<http://www.biologie.uni-ulm.de/systax/index.html>> (08.09.2007)
- IMAI, Y., 1934: On the mutable genes of *Pharbitis nil*, with special reference to their bearing on the mechanism of bud-variegation. J. Coll. Agric. Tokyo. 12, S. 479-523 (TILNEY-BASSETT, 1986)
- IMAI, Y., 1935: The structure of albomarginata and medioalbinata forms. J. Genet.. 31, S. 53-65 (Tilney-Bassett, 1986)
- JORDAN, G.J., DILLON, R.A. & WESTON, P.H., 2005: Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Protaceae. Amer. J. Bot.. 92, S. 789-796
- KAUSSMANN, B. & SCHIEWER, U., 1989: Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen. Gustav Fischer Verlag, Jena
- KAUSSMANN, B., 1963: Pflanzenanatomie. Jena (Bergann & Bergann, 1983a)
- KENRICK, P., 2001: Turning over a new leaf. Nature. 410, S. 309-310
- KIRK, J.T.O. & TILNEY-BASSETT, R.A.E., 1967: The Plastids. Their Chemistry, Structure, Growth and Inheritance. W.H. Freeman and Company, London, San Francisco
- KRETZSCHMAR, A., 2002: Vergleichende Untersuchungen zu chimärischen und nichtchimärischen Blattmustern bei *Saintpaulia ionantha* und *Peperomia obtusifolia*. Bachelorarbeit. Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin
- KÜSTER, E., 1927: Anatomie des panaschierten Blattes. In: Linsbauer, K.: Handbuch der Pflanzenanatomie. II. Abteilung, 2. Teil: Pteridophyten und Anthophyten. S. S. 1-68 Bd VIII, Gebrüder Borntraeger, Berlin (TILNEY-BASSETT, 1986)
- KÜSTER, E., 1937: Beiträge zur Kenntnis der panaschierten Gehölze. Mitteil. d. D. dendrol. Ges.. 49, S. 70-79 (TILNEY-BASSETT, 1986)
- KUTSCHERA, U., 2006: Evolutionsbiologie. 2. Auflage. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart
- LARCHER, W., 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. 5. Auflage. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart
- LAWLOR, D.W., 1990: Photosynthese. Stoffwechsel - Kontrolle - Physiologie. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York
- LERCH, G., 1985: Pflanzenökologie. Teil I, Das Pflanzenleben in seiner natürlichen Umwelt. 4. Auflage. Akademie-Verlag, Berlin
- LI, Q. & NOTHNAGEL, E.A., 1988: Absence of the Variable Fluorescence from Guard Cell Chloroplasts of *Stenotaphrum secundatum*. Plant Physiology. 86, S. 429-434
- LIBBERT, E., 1993: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 5. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart
- LO GULLO, M.A., TRIFILÒ, P. & RAIMONDO, F., 2007: Hydraulic characteristics and water relations in pigment-less mutant shoots of an orange tree. Tree Physiology. 27, S. 209-217
- LÜTTGE, U., 2004: Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). Annals of Botany. 93, S. 629-652

- MANEN, J.-F., BOULTER, M.C. & NACIRI-GRAVEN, Y., 2002: The complex history of the genus *Ilex* L. (Aquifoliaceae): evidence from the comparison of plastid and nuclear DNA sequences and from fossil data. *Plant Systematics and Evolution*. 235, S. 79-98
- MARCOTRIGIANO, M. & BERNATZKY, R., 1995: Arrangement of cell layers in the shoot apical meristems of periclinal chimeras influences cell fate. *The Plant Journal*. 7 (2), S. 193-202
- MARCOTRIGIANO, M. & MORGAN, P.A., 1988: Chlorophyll-Deficient Cell Lines which are Genetically Uncharacterized can be Inappropriate for Use as Phenotypic Markers in Developmental Studies. *Amer. J. Bot.* 75 (7), S. 985-989
- MARCOTRIGIANO, M., 1997: Chimeras and Variegation: Patterns of Deceit. *HortScience*. 32 (5), S. 773-784
- MARCOTRIGIANO, M., 2001: Genetic Mosaics and the Analysis of Leaf Development. *Int. J. Plant Sci.* 162, S. 513-525
- MEDINA, E., 1974: Dark CO₂-Fixation, Habitat Preference and Evolution within the Bromeliaceae. *Evolution*. 28, S. 677-686
- NAPP-ZINN, K., 1966: Anatomie des Blattes. I. Blattanatomie der Gymnospermen. Gebrüder Borntraeger, Berlin
- NAPP-ZINN, K., 1973: Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. A. Entwicklungsgeschichtliche und topographische Anatomie des Angiospermenblattes.. 1. Lieferung, Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart
- NAPP-ZINN, K., 1984: Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. 1. Lieferung, Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart
- NAPP-ZINN, K., 1988: Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie des Angiospermenblattes. B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. 2. Lieferung, Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart
- NATHO, G., MÜLLER, C. & SCHMIDT, H., 1990: Morphologie und Systematik der Pflanzen. (2 Bände), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- OLBRICHT, K., 1998: Untersuchungen zur genetischen und histogenetischen Variabilität an transgenen *Petunia hybrida* Hort. (Vilm.). Dissertation. Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin, <http://edoc.hu-berlin.de/dissertationen/agrar/olbricht-klaus/PDF/Olbricht.pdf>
- PFITZER, E., 1872: Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen. III. Ueber die mehrschichtige Epidermis und das Hypoderma. *Jahrb. Wiss. Bot.* 8, S. 16-74
- PLASCHIL, S., 1997: Vergleichende Untersuchungen zur histogenetisch bedingten Sternmusterbildung in der Petalenfärbung von *Camellia* L., *Myosotis* L., *Pelargonium* L'Herit., *Phlox* L., *Rhododendron* L., *Saintpaulia* H. Wendl., *Verbena* L.. Dissertation . Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin, <http://dochohost.rz.hu-berlin.de/dissertationen/agrar/plaschil-sylvia/PDF/Plaschil.pdf>
- PLUNKETT, G.M., LOWRY II, P.P. & VU, N.V., 2004a: Phylogenetic Relationships among *Polyscias* (Araliaceae) and Close Relatives from the Western Indian Ocean Basin. *Int. J. Plant Sci.* 165, S. 861-873

- PLUNKETT, G.M., WEN, J. & LOWRY II, P.P., 2004b: Intrafamilial classifications and characters in Araliaceae: Insights from the phylogenetic analysis of nuclear (ITS) and plastid (*trnL-trnF*) sequence data. *Plant Systematics and Evolution*. 245, S. 1-39
- POETHIG, R.S., 1987: Clonal Analysis of Cell Lineage Patterns in Plant Development. *Amer. J. Bot.* 74, S. 581-594
- POHLHEIM, F., 1971: Untersuchungen zur Sproßvariation der Cupressaceae. 1. Nachweis immerspaltender Periklinalchimären. *Flora*. 160, S. 264-293
- POHLHEIM, F., 1982: Klonvariabilität durch Chimärenumlagerung und Mutation bei *Dracaena deremensis* (N. E. BR.) ENGL.. *Arch. Züchtungsforsch.* 12, S. 399-409
- POHLHEIM, F., 1984: Vergleichende Untersuchungen über Parallelvariationen durch Mutation und Chimärenumlagerung bei *Hedera helix* - ein Beitrag zur Entstehung von Grünrand-Periklinalchimären mit unmaskiertem, weißem Binnenfeld. *Arch. Züchtungsforsch.* 15 (2), S. 115-126
- RASHID, J., 1993: Untersuchungen zur Musteranalyse variegater Formen der Gattungen *Hedera*, *Schefflera* und *Polyscias*. Dissertation. Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin
- READ, J. & STOKES, A., 2006: Plant biomechanics in an ecological context. *Amer. J. Bot.* 93, S. 1546-1565
- RENNER, O. & MITARBEITER, 1952: Notizen aus dem Botanischen Garten München-Nymphenburg. 2. Über buntblättrige *Ficus elastica*. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 65, S. 297-299
- RICHTER, M., 2001: Vegetationszonen der Erde. Klett-Perthes, Stuttgart, Gotha
- RISCHKOW, V.L., 1936: Buntblättrige Chimären und der Ursprung des Mesophylls bei Dikotyledonen. *Genetica*. 18, S. 313-336 (Tilney-Bassett, 1986)
- RODRIGUEZ, D.I., 2002: Musteranalyse an ausgewählten variegaten Formen der Araceae, Asteraceae, Ericaceae, Marantaceae & Rosaceae. Dissertation. Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin, <http://edoc.hu-berlin.de/dissertationen/rodriguez-ibanez-david-2001-07-06/PDF/Rodriguez-Ibanez.pdf>
- ROMBERGER, J.A., HEJNOWICZ, Z. & HILL, J.F., 1993: Plant Structure: Function and Development. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg
- ROSCHOW, K., 2005: Hypodermbildung und Musteranalyse unter besonderer Berücksichtigung panaschierter Formen von *Polyscias scutellaria*. Bachelorarbeit. Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin
- RÖSLER, P., 1928: Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Triticum vulgare*. *Planta*. 5, S. 28-69 (BERGANN & BERGANN, 1983a)
- SALLEO, S. & NARDINI, A., 2000: Sclerophylly: Evolutionary advantage or mere epiphenomenon?. *Plant Biosystems*. 134, S. 247-259
- SATINA, S. & BLAKESLEE, A.F., 1941: Periclinal chimeras in *Datura stramonium* in relation to development of leaf and flower. *Amer. J. Bot.* 30, S. 453-462 (TILNEY-BASSETT, 1986)

- SATTLER, R. & RUTISHAUSER, R., 1997: The Fundamental Relevance of Morphology and Morphogenesis to Plant Research. *Annals of Botany*. 80, S. 571-582
- SCHMIDT, A., 1924: Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. *Bot. Arch.* 8, S. 345-404 (TILNEY-BASSETT, 1986)
- SCHNEIDER, U., 1996: Quantitative Untersuchungen zur Gewebekonkurrenz auf verschiedenen Differenzierungsebenen. Diplomarbeit. Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin
- SCHUBERT, R. & WAGNER, G., Botanisches Wörterbuch. 11. Auflage. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart
- SEDLAG, U. & WEINERT, E., 1987: Biogeographie, Artbildung, Evolution. Wörterbücher der Biologie. Gustav Fischer Verlag, Jena
- SHEPARD, K.A. & PURUGGANAN, M.D., 2002: The genetics of plant morphological evolution. *Current Opinion in Plant Biology*. 5, S. 49-55
- SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F. & BRESINSKY, A., 1991: Strasburger Lehrbuch der Botanik. 33. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York
- STEWART, R.N. & BURK, L.G., 1970: Independence of Tissues Derived from Apical Layers in Ontogeny of the Tobacco Leaf and Ovary. *Amer. J. Bot.* 57, S. 1010-1016
- STEWART, R.N. & DERMEN, H., 1970: Determination of Number and Mitotic Activity of Shoot Apical Initial Cells by Analysis of Mericlinal Chimeras. *Amer. J. Bot.* 57, S. 816-826
- STEWART, R.N. & DERMEN, H., 1975: Flexibility in Ontogeny as shown by the Contribution of the Shoot Apical Layers to Leaves of Periclinal Chimeras. *Amer. J. Bot.* 62 (9), S. 935-947
- STEWART, R.N. & DERMEN, H., 1979: Ontogeny In Monocotyledons As Revealed By Studies Of The Developmental Anatomy Of Periclinal Chloroplast Chimeras. *Amer. J. Bot.* 66 (1), S. 47-58
- STEWART, R.N., SEMENIUK, P. & DERMEN, H., 1974: Competition And Accommodation Between Apical Layers And Their Derivates In The Ontogeny Of Chimeral Shoots Of *Pelargonium* x *Hortorum*. *Amer. J. Bot.* 61 (1), S. 54-67
- SUD, R. & DENGLER, N., 2000: Cell Lineage of Vein Formation in Variegated Leaves of the C4 Grass *Stenotaphrum secundatum*. *Annals of Botany*. 86, S. 99-112
- SZYMKOWIAK, E.J. & SUSSEX, I.M., 1996: What Chimeras Can Tell Us About Plant Development. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 47, S. 351-376
- THROM, G., 1993: Grundlagen der Botanik. Quelle und Meyer, Heidelberg, Wiesbaden
- TIAN, H. & MARCOTRIGIANO, M., 1993: Origin and Development of Adventitious Shoot Meristems Initiated on Plant Chimeras. *Developmental Biology*. 155 (1), S. 259-269
- TILNEY-BASSETT, R.A.E., 1986: Plant Chimeras. Edward Arnold, London
- TISCHLER, W., 1993: Einführung in die Ökologie. 4. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- TROLL, W., 1973: Allgemeine Botanik. 4. Auflage. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart
- VARESCHI, V., 1980: Vegetationsökologie der Tropen. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart

- WALTER, H., 1990: Vegetation und Klimazonen. 6. Auflage. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart
- WEGNER, J., 1998: Untersuchungen zur Schichtenstruktur des angiospermen Sproßscheitels und zur Entstehung von Variegationsmustern bei besonderer Berücksichtigung des Histogeneseverlaufs L1-bürtiger Gewebe im Laubblatt. Dissertation. Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität zu Berlin
- WEN, J., PLUNKETT, G.M., MITCHELL, A.D. & WAGSTAFF, S.J., 2001: The Evolution of Araliaceae: A Phylogenetic Analysis Based on ITS Sequences of Nuclear Ribosomal DNA. *Systematic Botany*. 26, S. 144-167
- WINKLER, H., 1907: Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*. 25, S. 568-576
(TILNEY-BASSETT, 1986)
- ZHOU, J., HIRATA, Y., NOU, I.-S., SHIOTANI, H. & ITO, T., 2002: Interactions between different genotypic tissues in citrus graft chimeras. *Euphytica*. 126, S. 355-364

Selbständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig und unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe.

Berlin, den 24.09.2007

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. Frank Pohlheim für die Überlassung des Themas und die gemeinsam bestrittenen wissenschaftlichen Dispute.

Ebenso möchte ich den Mitarbeitern des Fachgebiets Pflanzenzüchtung danken, und hier insbesondere Frau Petra Binting für die unschätzbare Hilfe bei der fotografischen Dokumentation.

Ganz besonders herzlich möchte ich meinen Eltern dafür danken, dass sie mich auch durch diesen Abschnitt meines Studiums begleitet haben.